NUDIBRANCHIA DENDRONOTACEA

A Revision of the System

BY

Nils Hj. ODHNER (Stockholm).

The present revision of the system of the Dendronotacea is based not only on studies of the literature of this group but also on thorough investigations of material belonging in the first place to the Swedish State Museum (Riksmuseum) and brougt together by several collectors during many years. These results have been completed by study of material from other museums kindly placed at my disposal. For loan or gift of material I am indebted to and beg to express my thanks to the following institutions and persons : Uppsala Zoolog. Mus., Dr. I. ARWIDSSON; Copenhagen Zoolog. Mus., Dr. TH. MORTENSEN and Dr. R. SPÄRCK; Berlin Zool. Mus., Prof. C. ZIMMER, Prof. J. THIELE and Dr. B. RENSCH; Senckenbergisches Museum, Francfort-on-the-Main, Dr. F. HAAS; British Museum of Natural History, London, Dr. W. T. CALMAN and Mr. G. C. ROBSON; Messrs G. P. FARRAN and A. W. STELFOX, Dublin, and Mr. MELBOURNE WARD, Sydney.

In order to avoid a too extensive list of Literature I have referred to the list compiled by HOFFMANN in Bronn's Klassen u. Ordnungen (1932), the reference years being in a few cases followed by a corresponding letter. Only for a few works some slight difference as to year may be present; in some cases such works have been quoted in my List together with the literature later than HOFFMANN's very complete and useful index.

PRINCIPLES OF CLASSIFICATION OF THE DENDRONOTACEA

To Professor PAUL PELSENEER we are indebted for a lot of important works on the Opisthobranchiate Mollusca, and his exact investigations in this group have, as known, afforded a solid base for its modern classification. Having

been occupied for several years with systematical investigations of these mollusca, especially the nudibranchs, I use this opportunity for giving an exposé, as complete as possible in a systematical respect, of one of the subdivisions of the nudibranchs, which is rather apt to illustrate the importance of the liver system for classification in these animals, a question to which valuable contributions have been given by PELSENEER. Already ALDER & HANCOCK, however, in their classic work on British Nudibranchiata, and afterwards BERGH, have employed the liver system as a classificatory principle. BERGH did that in a radical manner when establishing his Cladohepatica and Holohepatica as the chief subdivisions of the Nudibranchia. Subsequent experience, however, learns that we cannot attribute to this organ the importance as the foremost principle for subdividing the nudibranchs, and that a holohepatic and a cladohepatic organization represent, in the Opisthobranchia, merely degrees or consecutive stages of development rather than distinct types of nudibranchiate morphology. If we consider the essential shapes in which the liver organization may appear in the Opisthobranchia, we shall find the following three cases of modification to be fundamental :

1. Right and left liver keep their individuality and relative size from larval to adult stage, that is the right liver remains smaller than the left one and separated from it (ex. Dorids, Eolids, *Marionia*, Arminids).

2. Right liver is separated from left one but developed to a similar size rendering the liver system a symmetrical aspect (*Elysia* and next allies).

3. Right and left liver indistinguishable, the right one either obliterated or fused with the left one into one entire mass (most primitive opisthobranchs).

This latter type, whether arisen by means of coalescence of left and right liver portions or obliteration of right one, is the original stage since general in the primitive opisthobranchia with remaining torsion, whereas the other types may be due, in first line, to secondary detorsion or to suppressed torsion of the larval hepatic region.

That a cladohepatic stage of liver formation may be developed quite independently in several cases and in different groups is obvious and was exemplified by me in 1934 in referring to the genera *Armina*, *Aeolidia* and *Hancockia* as typical cladohepatic nudibranchs. A still more significant example of the limited value of the liver shape for classification is furnished by the fam. Hedylidae. When BERGH established this family in 1895, he included it into the cladohepatic nudibranchia, as mentioned one of his principal subdivisions. THIELE has followed BERGH, when, in his « Handbuch » of 1931, he referred Hedylidae to the same subordinate group. And certainly, the liver of *Hedyle weberi*, BERGH's type, represents a cladohepatic morphology. But other species undoubtedly belonging to the same family though with right made the types of distinct genera (*Hedylopsis* and *Parhedyle* of THIELE 1931, the latter syn. of *Microhedyle* HERTLING 1930) have an unbranched liver, thus representing the holohepatic

organization. It therefore seems inconsequent to keep them together in the cladohepatic nudibranchia, and a closer investigation based also on the recent reexamination by BÜCKING (1933) (1) shows that this is, in reality, even impossible. There are namely a few characters common to these genera of Hedylidae which separate them from the true nudibranchs, above all that the liver is single and not divided into a right and left portion, a division which, as remarked above, is characteristic of the Eolids, and other representatives of cladohepatic nudibranchs, as well as *Elysia* (2). On the other hand, in the primitive, shell-bearing, opisthobranchs, a single and entire liver, with right and left portions not differentiated, is the rule. Thus we conclude that the Hedylidae, in spite of their want of both shell and ctenidium, are closer related to shell-bearing opisthobranchs, and that they are to be classified among them and separated from the cladohepatic nudibranchs.

A further characteristic of Hedylidae corroborating this conclusion is the position of the nervous ring in front of the pharynx, as in several Bullariacea like *Philine*, whereas all nudibranchs in a proper sense have the nerve ring placed behind the pharynx. These two extremes cannot be overbridged and must be considered as the final result of a development into different lines. These points of view, together with a respect to the whole organization of the Hedylidae necessitates to establish, for this family, an order of its own, *Hedylacea*, coordinated with the Nudibranchiata. Whereas the latter have a close relation to the Notaspidea from which they probably originated, as was supposed first by PELSENEER, the Hedylacea have a quite different appearance and certainly a separate origin. They seem to be by far more widely separated from the Nudibranchia and from the Notaspidea, too, than these groups from each other. In wanting a ctenidium and a mantle cavity they agree with the Nudibranchia, it is true, and from shell-bearing opisthobranchs as well. Therefore, it would be justified to keep them in the Ordo Acoela established by THIELE (1931), unless this order might be, with better advantage, given up and the contained subordinate, strictly characterized, groups made to orders. Likewise the

---

(1) According to BÜCKING, the species investigated by him was described briefly in 1892 by STRUBELL. His description, reprinted by BÜCKING, is, however, so incomplete that it cannot be considered as a diagnosis sufficient to recognize the animal. BÜCKING (p. 573) therefore drops STRUBELL's genus name *Acochlidium* in favour of *Hedyle* BERGH 1895, preserves, however, his specific name and designates the species *Hedyle amboinensis* (STRUBELL). This choice of names is in good concordance with the rules of nomenclature and the more authoritative since BÜCKING has all rights as first reviser, except that the specific name should be *Hedyle amboinensis* BÜCKING 1933.

(2) BERGH's figure of the liver of *Hedyle weberi* reproduced in 1895, pl. II, fig. 1, is quite peculiar and different from that of every cladohepatic nudibranch : there is no gall duct entering the right side of the stomach and consequently no distinct right liver, and this state of affairs, puzzling as it may seem, is verified by BÜCKING and consistent with the view here presented.

Ordo Pleurocoela of THIELE is superfluous if we elevate its constituting groups Bullariacea (=Cephalaspidea) and Aplysiacea (=Anaspidea) to orders. There is no doubt that the Aplysiacea have arisen from the Bullariacea, and I pointed out in 1926 that *Newnesia*, in several anatomical respects, may be considered as the ancestral of the Aplysiidae. The Bullariacea, furthermore, are certainly the origin also of Pteropoda and Sacoglossa and thus are more practically kept apart as a unity of its own than united with the Aplysiacea.

Though a discussion of the classification of the Opisthobranchia as a whole is not the purpose of the present paper, the above remarks may be of interest as showing the second hand importance of the liver formation for the classification of the naked opisthobranchs. It is PELSENEER's merit to have first seen the disadvantage of BERGH's division into Cladohepatica and Holohepatica, and already in 1892 he gave, therefore, a new arrangement of the Nudibranchia (as well as the Opisthobranchia in general), denominating the subordinate groups after typical genera, thus accepting for the nudibranchs the tribes Doridoidea, Tritonoidea, Aeolidoidea and Elysoidea (1). This classification, indeed, has turned out to be a decided progress. Nevertheless, ELIOT (1910) still used the older classification of BERGH in which, however, he tried to adopt PELSENEER's groups as subdivisions. For this purpose he thought it suitable to divide the Tritonoidea by placing the fam. Tritoniidae into the Holohepatica and retaining the remaining families as a coordinate division, Dendronotoidea. The splitting up of the Tritonoidea, however, did not imply any advance of the classification, since the close affinity of *Tritonia* (now *Duvaucelia*) and *Dendronotus* is an undeniable fact. Other circumstances, too, prove that a classification of nudibranchs according to their holohepatic or cladohepatic organization, as mentioned above, can be performed only in a secondary place, and that the first order categories are characterized by other marks; a special liver structure is mostly significant of each family, it is true, but similar stages of development may appear independently in different families. Under such circumstances, I found it necessary to restore (1934) PELSENEER's Tritonoidea though using for this group the name Dendronotacea. Since a closer argument of this theme and the adducing of new facts seemed desirable, I have chosen this occasion for giving a revised classification of whole this group of nudibranchs thinking this to be of value for continued work.

As I pointed out in 1934, the essential characteristic of the Dendronotacea is an external one : the presence of rhinophore sheaths within which the clubs can be retracted. These sheaths may be a remnant of the foremost parts of the back margin and persist even when the regressive development which dominates in the nudibranchs has proceeded so far that all trace of the lateral back margin has disappeared (e. g. *Dendronotus*, *Doto*; in *D. indica* a crest still remains on the sheaths). In the Eolidacea and Arminacea, on the other hand, we find, as I

(1) Cf. LANG, *Lehrb. d. vergl. Anatomie*, 1900, p. 15.

pointed out in 1934, simple rhinophores without sheaths even in genera where a lateral back margin still persists (e. g. *Notaeolidia, Armina*); traces of rhinophore sheaths, however, may be seen in Antiopellidae and Arminidae (« caruncula »). As no reversibility is likely, the groups which have already reduced their rhinophore sheaths cannot be expected to bring them forth anew, and, besides, in the Dendronotacea, no transitions are known to combine typical forms with sheath-less ones. Thus these two types of nudibranchs can always be held apart from each other. In both, however, the development is characterized in a disintegration of the liver from a compact mass to a more or less extensively branched organ: either *ramose* (with central liver stem and finer distal branches) or completely *diffuse* : either of a *flocculent* structure (whole organ dissolved into tubes more or less beset with tubulose tufts, as in *Melibe*) or of *racemose* formation (as in *Hancockia* and *Doto*).

A similar disintegration of the liver is to be observed in two other chief divisions of the Nudibranchia, viz. Eolidacea and Arminacea, in each group passing on quite independently of the other. In all these parallel cases the primitive forms keep still a compact or else little divided liver mass, whereas the diffused liver, the former representing the right liver *and* the foremost part of the left cessive disintegration of the liver organ thus must be the leading idea in the task of their classification. In the Dendronotacea the primitive stage is that of Duvauceliidae in which the liver is concentrated into a single mass having, however, a distinct duct also from the right liver portion. A complete separation of the right liver from the common mass has been performed in the Duvauceliidae solely in *Marionia*. This is the first step towards a liver disintegration, and it coincides with the original plane of symmetry. But a tendency of establishing symmetry between left and right side makes itself marked also on an earlier stage, before the right liver separates; cf. *Lomanotus*, below. This tendency may take its expression in a bipartition into an anterior and a posterior liver, the former representing the right liver *and* the foremost part of the left one. Each part of this anterior liver (thus right and left half) has its own duct debouching into the stomach, even when it is fused to an entire mass. This state of affairs is represented by Scyllaeidae and the new genus *Aranucus*. In Scyllaeidae the anterior liver may be split up into its elementar halves, and so we find also in *Pseudobornella* (Fam. Bornellidae). The division of the liver organ in this way is, of course, accompanied by a complete bipartition of the original single duct from the left liver, which parts into a left-sided and a posterior duct. In this way a symmetry is attained by a liver which divides up into a few parts but still keeps a holohepatic appearance in being completely unbranched.

If the organization is cladohepatic, that is the liver branching in elongate stems and rami, the symmetry tendency brings about a branching which corresponds reciprocally in both sides of the body. Above all, the left liver attains a shape, the symmetry of which is completed by the right liver. The left-sided

correspondent or moiety to the right liver may still be united to the main part of the left liver by its duct, so that this debouches in common with the posterior liver duct and a separation of the left anterior liver part from the posterior one is not perfect. This latter state, represented by *Fimbria* and *Doto*, is evidently more primitive than a complete separation with quite distinct ducts as in *Hancockia*. Often these ducts debouch so closely that it is impossible to state whether they are separated or not, as in *Bornella*. BERGH states these facts in *B. arborescens* (1890, p. 888, pl. 89, fig. 1) :

« In den hintersten Theil dieses Magens mündete von jeder Seite und einander genähert (Fig. 1 *fg*) der glandulöse vordere Gallengang der Nebenleber; mit dem linken Gange verbindet sich, dicht vor seinem Eintreten in den Magen, der auch glandulöse gemeinschaftliche Gallengang aus der Hauptlebermasse. » In a foot-note BERGH remarks : « Bei den früher von mir untersuchten Individuen der Born. arborescens mündete der gemeinschaftliche Gallengang gesondert in den hintersten Theil des ersten Magens, während die zwei vorderen in den vordersten Theil sich öffneten; dasselbe Verhältnis fand sich in der Born. digitata und in der Born. calcarata, in der Born. excepta dagegen habe ich das Verhältnis wie oben gesehen. » Since *B. excepta* proves to be primitive in lacking all liver projections, it may be inferred that the common duct is also a primitive condition.

The liver may, consequently, show the same stages of disintegration in different families, as well as different stages within the same family; therefore it is

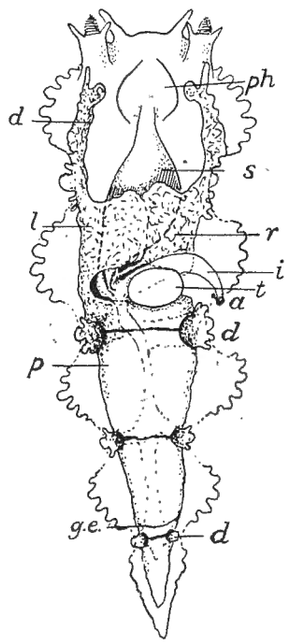


FIG. 1. — *Lomanotus genei*. Liver extension

COMMON DESIGNATIONS IN TEXT-FIGURES.

a = anus
a.s. = accessory sac
b.c. = bursa copulatrix
b.g. = buccal ganglia
c = cerebral ganglia
d = liver diverticulum
e = eye
f = ampulla
g = gonad
g.e. = gonad end
h = hermaphrodite duct
i = intestine
l = left anterior liver part
l.d. = left anterior liver duct
m = mucus gland
n = nephroproct
o = oesophagus
p = posterior liver part
p.g. = pedal ganglia
ph = pharynx
pl = pleural ganglia
pr = prostata
p.v. = pleurovisceral connective
r = right liver
rh = rhinophore
r.s. = renal syrinx
s = stomach
s.g. = salivary glands
t = heart
u = urinatory sac
v = vagina
v.d. = vas deferens
v.s. = vesicula seminalis
♂ = male organ or aperture
♀ = female aperture
nerves = 1 buccal nerve
2 frontal nerve
3 lateral nerve
4 rhinophorial nerve
5 anterior pallial nerve
7 median pallial nerve
8 anterior pedal nerve
9, 10 posterior pedal nerves
11 posterior pallial nerve

not apt as a direct indicator of relationship. We can only say that *Bornella* represents a more primitive stage of division (like that of *Fimbria*) than *Scyllaea*, which, on the contrary, is more primitive (like *Pseudobornella*) in its lack of branchment.

A high degree of disintegration, of course, excludes all coalescence between right and left liver masses like that one occurring in Duvauceliidae and other genera where the liver mass is still concentrated round the stomach, as we have seen in *Aranucus* and *Scyllaea* and will find in *Lomanotus* and *Dendronotus*.

No particulars have been known about the liver of *Lomanotus* except those illustrated by ALDER & HANCOCK in their figure of *Eumenis marmoratus* (Fam. 2, pl. 5, fig, 8) (1). Thanks to the kindness of Messrs. FARRAN and STELFOX, Dublin, who sent me a specimen of *L. portlandicus* (=*genei*), I could unravel the conditions in this species (Fig. 1). They prove to differ essentially from those of *L. marmoratus*. Right and left liver parts are namely fused quite as in *Duvaucelia* and cover the upper side of the stomach, left anterior liver part has its own duct (Fig. 2) but is not separated from the posterior one; their ducts debouch very closely, but their masses are continuous on the left side of the stomach. The posterior liver is surrounded by the gonad (not covered by it on the dorsal side only, as in *L. marmoratus*) and branches to each of the inward undulations of the back margin. These branches are short and little ramified, and their short ends do not penetrate into the papillae in sharp contrast to *L. marmoratus* as stated by ALDER and HANCOCK; a variation in this respect is probable (cf. ELIOT, 1910). From the anterior parts of the liver, lobes are sent forwards even to the outer sides of the rhinophore sheaths, into which they enter shortly, but no ones entered the papillae of the back margin.

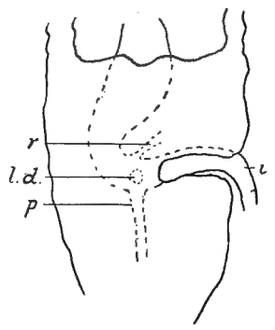


FIG. 2. — *Lomanotus genei*. Liver openings into stomach.

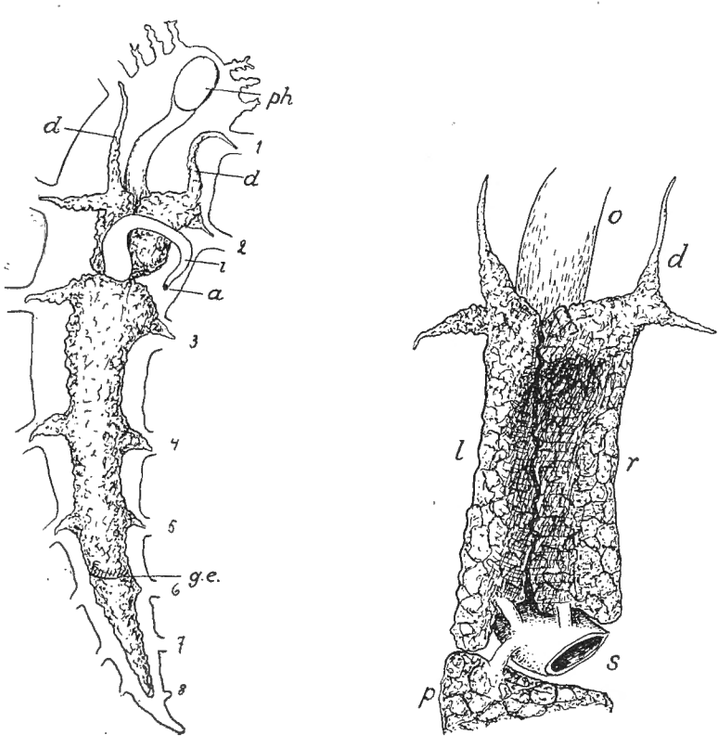
These differences between the two species are very remarkable and prove that the inner anatomy may be very different in undoubledly closely related species, when the type is primitive in its systematic position.

In the next vicinity of *Lomanotus* we find *Dendronotus*. Here the right and left liver (cf. ALDER & HANCOCK's fig., Fam. 3, pl. 2) are of a uniform appearance, but both are completely separated from the posterior liver part (Figs. 3, 4). The ramifications of all the liver portions recall those of *Lomanotus* and represent the same ramose type; no doubt *Dendronotus* took its origin in *Lomanotus*-like ancestors. A reexamination of the liver of *Dendronotus frondosus* from the Swedish west coast gave the following result somewhat differing from that of ALDER & HANCOCK as to liver extension (cf. fig. 4). The right liver (*r*) and the

(1) Here the central parts of the liver are not stated with certainty, as the authors admit.

anterior part of the left one (*l*) are fused together on the upper side of the stomach into a flattened mass, somewhat excavated in its upper side where the intestine is lodged, which forms a reflected curve forwards before running to the right side. The left anterior liver is narrower than its right moiety and more extended in a vertical direction. A slight asymmetry thus arises which appears in the branchment, the right liver branches emanating from a narrow lobe, the anterior ramus is much elongated and narrow.

An extreme stage of this cladohepatic disintegration is realized by *Hancockia*, in which all liver tissue has disappeared from the liver ducts and been included



3. 4.

FIG. 3. — *Dendronotus frondosus*. Liver extension.
FIG. 4. — *Dendronotus frondosus*. The liver portions and their ducts into stomach.

in the papillae : the racemose type. The liver of *Hancockia* might be derived, however, quite as well from a type like that of *Bornella*, but other organs than the liver disprove this assumption. *Bornella*, in its turn, seems to be, as mentioned, a descendant from the *Fimbria* stage. The latter liver type we may derive from a form like that of *Marionia*, thus with the right liver separated from the left one, which was originally in one single and compact mass. When the right liver began to attenuate and direct itself to the papillae, the anterior part of the left liver mass detached itself from the main body of the left liver, though it still

adhered to the original duct, and, by the tendency of attaining symmetry, was differentiated in a similar way as the right liver. So we find the conditions in *Fimbria* : the posterior liver is here still a compact mass, though with fine rami to the papillae, as a whole held together by the superficial gonad. BERGH (1875) described the anatomy of *Tethys leporina* (=*Fimbria fimbria*), but misinterpreted the liver conditions; the right and left anterior liver stems he thought to be the salivary glands and speaks of only one gall duct (cf. his figs. 1 and 2, pl. XLVII). It is the merit of v. IHERING (1876) that we known the real organization in this respect; he found the true salivary glands as a pair of short threads and recognized the anterior parts of the liver (cf. his pl. II, fig. 1), but even in 1917 MISURI describes and figures in *Tethys* (=*Fimbria*) these parts as salivary glands, though he doubts their nature as such because of their distance from the buccal cavity. BERGH (1892), however, described the liver in his fam. Tethymelibidae as consisting of two anterior portions and one posterior one. For details I refer to fig. 5.

The same mistake was made by BERGH (1875) in *Melibe*; in 1880, however, he describes the liver of *M. vexillifera* correctly. In this genus, indeed, the liver is normally built, inasmuch as it shows the right portion distinct. The whole liver is flocculent or else diffuse, not compact. The combination of the left liver ducts may vary : in *M. leonina* the left anterior portion is still in connection with the posterior duct, but in other forms of *Melibe* the ducts are completely separated. Thus we state in this genus a condition like that of *Bornella*.

The liver of *Doto* (cf. ALDER & HANCOCK, Fam. 3, pl. 4, fig. 2) shares with that of *Fimbria* and *Melibe leonina* the common duct of the left portion but otherwise represents a complete cladohepatic or racemose scheme, inasmuch as all the hepatic tissue has been concentrated within the papillae.

In *Phylliroe* the liver is tubular and unbranched ; the dorsal anterior liver coecum is the right liver, the inferior coeca are the homologon of the anterior left liver portion.

Thus we establish in the Dendronotacea two ways of liver evolution towards a complete disintegration, the one marked by a series represented by *Duvaucelia, Aranucus, Lomanotus, Dendronotus, Hancockia* as well as *Scyllaea, Phylliroe,* the second by the series *Marionia, Fimbria, Melibe, Bornella* and *Doto*.

That *Melibe* is to be derived from *Fimbria*-like forms cannot be doubted on account of its great concordance in many morphological points, and yet the liver organ of the two genera is very different : in *Fimbria* a compact posterior liver, in *Melibe* one which has become diffused into a loose mass of tubes with or without flocculent tufts (cf. figs. 5 and 6). This difference may be due to the various formation of the gonad, which stands in an intimate correlation to the liver. In Duvauceliidae and *Aranucus* the gonad is spread over the whole surface of the posterior liver, and this is the case in *Fimbria*, too. But here the fore-

most left branch from the posterior liver duct is free from the gonad and runs on the upper side of the liver-gonad mass backwards to the second papilla on the left body side (fig. 5). On the right side, the foremost lateral branch comes from the interior of this mass, and so does the third pair of branches; like the preceding ones they fork within the body musculature and one of the rami sends a fine diverticle into the papilla. Whether this happens also in the hindmost pairs of papillae could not be stated in my material.

In *Melibe* both liver and gonad have been dissolved in the way mentioned :

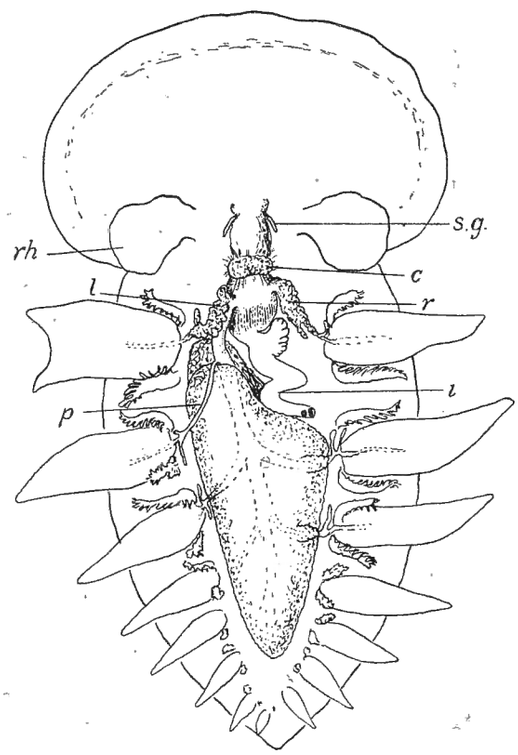


FIG. 5. — *Fimbria fimbria.* Liver organization.

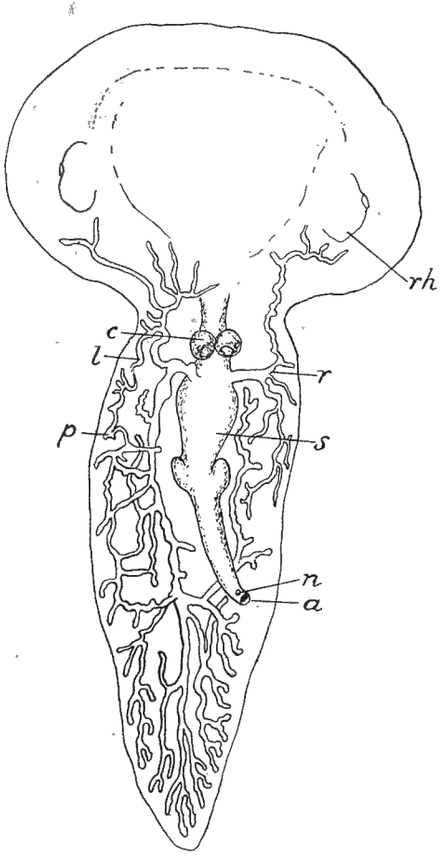


FIG. 6. — *Melibe leonina.* Liver organization.

both are intimately woven together into each other with their diverticles. The gonad, consequently, does not any longer hinder the liver differentiation.

In *Lomanotus* genei the gonad has broken up into a lot of separate masses, and in *L. marmoratus* and *Dendronotus* (judging from the figures and statements of ALDER & HANCOCK) these cover only the upper side of the liver organ, which therefore is still less hindered to branch. The same we find in *Doto*; in *Bornella* and *Scyllaea,* on the contrary, the ovary is dissolved into a few globules,

which, in *Bornella*, lie dorsally of the posterior liver, symmetrically arranged inter se, whereas, in *Scyllaea*, the few (2-4) large ovarial masses are mixed up with the liver lumps in such a way that they form a bisymmetrical system together.

These 2 or 3 (4) liver lobes of *Scyllaea* (fig. 7) are of a globular shape and completely without branches. ALDER & HANCOCK (1855) and BERGH (1875), however, describe canals running from the liver lobes to the dorsal processes. The canals, however, are simply the renal tubes, which lie loosely on the surface of the liver globes and are separated from them by a thin tunica, so that no communication between the liver and the ends of the canal exists. Quite as ALDER & HANCOCK draw them in their figures (Fam. 2, pl. 5, fig. 1 or more distinctly in fig. 5) they are thinning out in their ends on the liver lobes but grow thicker in the opposite direction, a fact which proves that they do not lead from the liver. On the contrary, if we follow the kidney and its ramifications, we shall find the distal tubes to be identical with the canals in question (cf. Fig. 36). BERGH (1875, pl. XLIII, fig. 6, and pl. XLIV, fig. 13) draws some large branches from the posterior liver which make the impression of real liver canals, but these may be nothing but the connective bands which attach the liver and the gonad portions firmly to each other. In all specimens of *Scyllaea* which I dissected, the liver masses proved to be more or less regularly rounded with a completely even surface without diverticula. As to *Crosslandia*, ELIOT says (1902, p. 67) that the liver masses « send forth very slender light green diverticula, which until carefully examined have rather the appearance of veins, to the base of the wings and rhinophores », but it may be doubted if these are really liver canals and not renal tubes. In 1908 (p. 92) ELIOT says that he could not find any hepatic diverticula extending into the cerata; so the liver globes even in *Crosslandia* seem entire and unbranched.

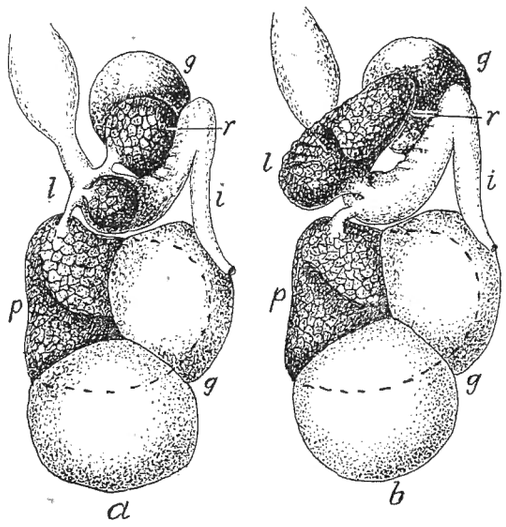


FIG. 7. — *Scyllaea pelagica*.
Two modifications of liver shape.

A recapitulation of the combination between liver and gonad gives the following facts. The gonad is a single superficial mass surrounding the posterior liver in Duvauceliidae, *Aranucus*, *Lomanotus genei* and *Fimbria* (the two latter less perfectly). The gonad lies to the right of the unbranched posterior liver in *Pseudobornella*. It appears as a single mass with signs of a beginning partition

and lies above the posterior liver in *Dendronotus* and *Lomanotus marmoreus* (both having a ramose liver) and in *Doto* (with a racemose liver). The gonad is dissolved into a flocculent mass in *Melibe*, where the liver is disintegrated in a similar way, or as a tubular net-work (*M. leonina*). In the remaining families of the Dendronotacea the gonad is divided in more or less numerous globular masses which either lie at the side of the liver in Scyllaeidae (liver masses globular) and Phylliroidae (liver masses tubular); in both cases the liver is unbranched; or lie dorsal of the posterior liver in Bornellidae (liver ramose) and Hancockiidae (liver racemose).

This scheme gives a brief survey of the evolution of liver and gonad in the Dendronotacea from the simple massiv complex to the completely disintegrated one but it separates not only forms widely different, but, on the other hand, types which have an undoubted close relationship, such as *Fimbria* and *Melibe*, *Pseudobornella* and *Bornella*, *Lomanotus genei* and *marmoratus*. In order to judge the affinity between all these forms we have to consider not only the organs mentioned but other characters of systematical importance, above all the genitalia, the radula and the external habitus.

A comparison of the genital system of the different genera of the Dendronotacea gives the impression that these organs are rather diverse in details. This holds true not only with the gonad, as we have just seen, but also with the distal parts. In the female duct we find in all the genera a vaginal bursa copulatrix, except in *Phylliroe* and *Hancockia californica*, where, instead, a vesicula seminalis is attached to the oviduct. The bursa copulatrix is, as a rule, situated close to the female aperture (in Duvauceliidae even separated from it, as in the pleurobranchid genera *Berthella* and *Bouvieria*, cf. ODHNER 1934), but in a few cases a vesicula seminalis is said to exist in the inner end of the vagina or the oviduct (*Hancockia californica*, *Dendronotus*). It is very interesting that in *Dendronotus* a true but seemingly dwarfed bursa copulatrix is to be found in its general place near the distal end of the vagina (cf. figs. 38-41); it has a distinct internal cavity but is too small to fulfil any function. An analogous state of affairs is found by me also in *Scyllaea* (cf. fig. 30). The upper vesicula seminalis of *Hancockia californica* has different combinations than *Dendronotus*, inasmuch as its distal outlet leads to the simple female duct which is not split up into oviduct and vagina, but retains the primitive diaulic condition, whereas *Dendronotus* realizes a special differentiation. The latter genus has a typically triaulic genital apparatus, a most perfect one and singular in the Dendronotacea; it recalls that of the Doridacea. A bipartition like that of *Dendronotus* does not exist in any other genus of this group. In *Melibe leonina* KJERSCHOW AGERSBORG (1923) describes a prostata as part of the female duct and a split hermaphrodite canal, but these statements have proved to be incorrect (fig. 8) and the prostata belongs quite regularly to the male part, though it is situated so close to the bipartition point that it may easily mislead.

In order to verify the conditions described by MAC FARLAND (1923) in *Hancockia californica*, I examined two specimens of the Mediterranean *H. eudactylota* (Riksmuseum collections). Unexpectedly, they showed a normal type of the genital organs with a well-developed bursa copulatrix and no uterine vesicula seminis (fig. 9). In the genus *Hancockia* the genital organs thus seem to be quite as unsettled as the liver in *Lomanotus*, so that they offer specific characteristics instead of generic, as in other familiae.

In *Phylliroe lichtensteini* (=*atlantica*) I have found (fig. 9) the female duct aberrant from that of other Dendronotacea in totally lacking a bursa copulatrix. BERGH (1873) describes the genital organs of this species correctly and says that the oviduct, after its issue, has a « rötlichbraune Fortsetzung... (deren Innenseite starke, der Länge nach laufende Falten darbietet) », a formation which, in my

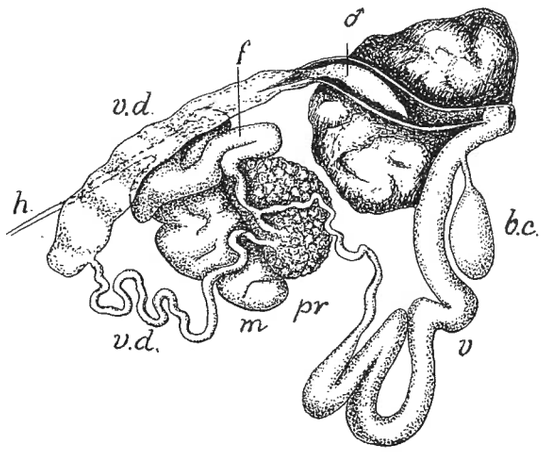


FIG. 8. — *Melibe leonina*. Genital organs.

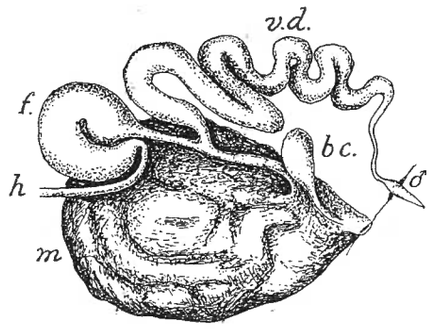


FIG. 9. — *Hancockia eudactylota*. Genital organs.

material, had the shape of a vesicula, because its fundus had at least the same length as its stalk, though this is a varying character. Its muscular walls indicate a contractory function, and I infer that this vesicula may act as a receptaculum seminis and that it and the interior of the mucus gland may fulfil the same function as the muscular vagina and the thin-walled bursa copulatrix of *Dendronotus*. The genital organs of *Ph. bucephala*, which are quite similar, were well described by VESSICHELLI (1908), but the figure of these reproduced in LANG (1900, p. 385, fig. 343) refer to SOULEYET's *bucephala* (1852) which is synonymous with *Ph. lichtensteini* (=*atlantica*).

Concerning the male portion of the genital organs the most prominent feature is not only the existence or absence of a prostata gland, but also the mode of separation of the ducts. In Duvauceliidae and Aranucidae the male canal is completely devoid of a prostata or a prostatic portion, but it emerges from the main glandular portion of the genitalia, which evidently serves as prostata and

female glands simultaneously. This state of affairs may be a primitive condition; hermaphrodite duct leads to the gland, and from this both female and male distal ducts emanate. The next step is the separation of a prostata gland from the main glandular mass (*Fimbria, Melibe, Doto, Dendronotus*, partly). Later on, the prostata obliterates again, first to a glandular portion of the vas deferens (*Lomanotus, Scyllaea, Bornella, Hancockia*). A reduction of the prostata takes place, gradually, in *Dendronotus*, the different species being characterized by a specific shape of the prostata. In *Fimbria* (fig. 11) the prostata has the shape of a thick discoid mass with numerous radiating vesiculae in a radiating arrangement, and in *Doto* it is a special gland debouching into the vas deferens.

Below, a survey is given of the duct differentiation; it shows, at the same

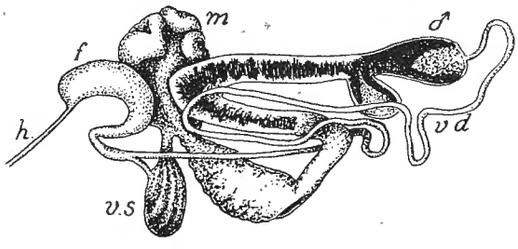


FIG. 10. — *Phylliroe lichtensteini* (= *atlantica*). Genital organs.

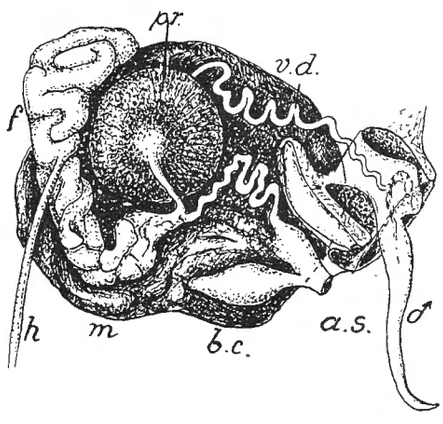


FIG. 11. — *Fimbria fimbria*. Genital organs.

time, the main stages of evolution. Each stage, except the last one, has its analogon in fam. Pleurobranchidae, and the analogous genus is stated besides :

I. The bipartition of a male and female duct takes place not earlier than in the albumen gland (here thus the hermaphrodite duct debouches and the vas deferens emerges).

Fam. *Duvauceliidae*, *Aranucidae*; analogous *Euselenops*.

II. The bipartition takes place already in the hermaphrodite duct.

A. Female duct entire, not split longitudinally, thus *diaulic* in the sense of ELIOT 1910.

1. Male duct without own glandular part, thus with no prostata.

Fam. *Lomanotidae*, *Scyllaeidae*, *Bornellidae*, *Hancockiidae*, *Phylliroidae*; analogous *Bouvieria*.

2. Male duct with own glandular part, probably separated from the main glandular mass, thus with prostata.

Fam. *Fimbriidae*, *Dotonidae*; analogous *Pleurobranchaea*.

B. Female part split longitudinally in an uterine and a vaginal portion which communicate proximally and distally, thus *triaulic* in the sense of ELIOT.

Fam. *Dendronotidae*; no analogous pleurobranchid, but among nudibranchs *Doridacea*, *Eolidacea*.

We have still an important inner organ to consider, viz. the radula. In the Nudibranchia, as in general in the Gastropoda, the primitive type of radula is the broad one with numerous laterals of about the same shape of simple hooks. Starting from this type reductions and modifications are usual. A reduction of the number of laterals has taken place in *Aranucus* and attained its culmination in *Hancockia* with the radula formula 1.1.1 and *Doto* with 0.1.0, not to speak of the total reduction of radula and pharynx in *Fimbria*. A differentiation of the teeth is to be observed in Duvauceliidae, where both median tooth and inner lateral have been modified, and in *Crosslandia* and *Notobryon*, where the inner laterals have a shape differing from that of the remaining ones. All these manifestations are of secondary origin. In the jaws a progressive evolution may be indicated by their shape (primarily without, secondarily with a processus masticatorius) or their extension, whether still covering only the foremost part of the pharynx or the whole of it. Other internal characteristics which are to be considered for the classification but which are difficult to place in a series indicating their evolution are the optic nerve (elongate in Duvauceliidae, Bornellidae, Dendronotidae and Dotonidae, short or almost imperceptile in *Aranucus*, *Phylliroe*, *Fimbria*), and the presence of stomachal plates in certain Duvauceliidae, Scyllaeidae and in *Melibe*.

Whereas in shell-bearing mollusca the anatomy is the fundamental base of all classification, quite natural, because external differentiation is prevented by the shell and thus plays a subordinate role, a contrary state of affairs must be admitted in the nudibranchs. This is the case, above all, in the Dendronotacea and only to some extent in the Doridacea, in which all the Doridiidae are characterized by a rather uniform external morphology. That, in the Dendronotacea, the external habitus offers very good systematical fundaments, is due to the fact that this is an excellent indicator of the evolution in contrary to the shell of the gastropoda in general. We find this fact already from an examination of the body parts which are most significative of the group, viz. the rhinophores. The sheaths of these may be derived from the back margin of forms like the Heterodoridiidae; the back margin has been, as a rule, obliterated in all the Dendronotacea (except in the most primitive families : Duvauceliidae, Aranucidae), but it remains as the rhinophore sheaths, and their derivation from the back margin is often proved by a crest running up their external side (*Duvaucelia*, *Lomanotus*, *Scyllaea*, *Doto indica*), or in the papillae replacing this crest in *Dendronotus* and *Bornella*; and it may be supposed that a further sign of this origin is the entering of a liver diverticulum into the rhinophores (*Lomanotus*, *Hancockia*, *Bornella*) or to their base (*Dendronotus*). It may be supposed that the margin of the rhinophore sheaths is homologous with the ends of the furrow-shaped

rhinophores of the Notaspidea, and that the clubs have developed from the sensory epithelium and folds within them or their homologies (organ of HANCOCK). The rhinophore clubs are, likewise, in the Dendronotacea, of a good systematic value, inasmuch as they have a peculiar brush-like structure in Duvauceliidae and *Aranucus*, evidently a secondary acquisition, and a longitudinal folding in *Hancockia*, probably a modification of the former; in most cases they are laminated transversally, and only in Dotonidae and Phylliroidae they are smooth.

Whereas a trace of notum margin persists in the above-mentioned forms which are primitive also in their liver organization, this margin disappears in more advanced forms and is only marked by the processes or papillae (cerata) which, in their turn, undergo a differentiation in several directions thus offering good marks for distinguishing and classification. They are still simple, dendriform, in Duvauceliidae (where they may be totally reduced in some cases, e. g. *Tritonidoxa*) and they are much more simplified in branching, though differentiated in general shape, in *Aranucus*; they consist of simple papillae set in a single series in *Lomanotus* and in pedunculate lobes in *Hancockia*. Most of the remaining genera have the papillae differentiated into two directions, inasmuch as each process consists of a single or composed papilla together with gill-shaped plumes, the latter either at the base on each side of the papillae (*Fimbria*), or along the papilla itself (*Bornella*). In Scyllaeidae gills are spread over the surface of the marginal lobes. The gills are nothing but modified rami of the original processes, a fact obvious in *Doto*, where, generally, the papillae bear simple tubercles arranged in several rings; sometimes, however, as in *D. coronata*, some of the tubercles are modified into branched processes, that is gills. This phenomenon is most distinct in the new *D. japonica* described below and is located to the base of the inside of the papillae. It has given rise to the establishment of a distinct genus, *Bornellopsis* O'DONOGHUE (1929), which must, however, be considered synonymous with *Doto* (*vide infra*). It seems possible that a further reduction of the branches of the papillae may lead to the large simple lobes of *Melibe*; and even a complete reduction of the papillae may take place, as in *Phylliroe*, an evolution which probably set in from forms like *Scyllaea* having still an unbranched, but divided, liver.

As a consequence of the persistent back margin in Duvauceliidae and Aranucidae the anus is lateral in those genera, which is also a sign of primitivity; in other genera of the Dendronotacea the anus is displaced more or less dorsally. In the aberrant Phylliroidae it keeps an original lateral site in *Phylliroe* but is dorsal in *Cephalopyge*. The position of the nephroproct is an important characteristic : generally, it lies close in front of or inside the anus, and in Phylliroidae it lies about in the middle of the right side notwithstanding the position of the anus (1). The displacement of the anus is always located to the interhepatic space

(1) The statement of BERTOLINI (1935) that no renal pore exists in *Ph. atlantica* is against BERGH's clear establishment (1873, p. 213) and is easily disproved by observation.

between right and left posterior liver, so that it is always situated behind the first papilla following the rhinophores; in *Lomanotus* it is placed in the second inward curve of the papillated margin which corresponds just to that place.

A further external character of systematical value is the velum significative of the Arminacea in contradistinction to the Eolidacea, but in the Dendronotacea variously developed : well-marked in the primitive Duvauceliidae (and in *Hancockia*), which thus show agreement with the Arminacea, as well as in Tethyidae, where the velum attains an enormous size. This primitive velum differentiates into two directions : it simply diminishes in size in Dotonidae, or it becomes wholly dissolved into isolated papillae (Dendronotidae, Bornellidae), till even these disappear (Scyllaeidae, Phylliroidae).

Taking into consideration all these points of view we may arrange systematically the families of the Dendronotacea as follows :

SYNOPSIS OF THE FAMILIAE OF DENDRONOTACEA

Vas deferens emerges from albumen gland :

I. Back margin continuous, though low, even running up the rhinophores, with or without branching tufts. Anus lateral. Velum well developed, as a rule with marginal processes and lateral furrow-shaped tentacles.

A. Cerata separate, in discontinuous series. Rhinophore club brush-like, Median tooth of radula well developed. Posterior liver mass compact and surrounded by the gonad.

1. Left liver in one mass; no liver diverticula. Rhinophore sheaths with more or less even (not lobate) margin. Velum with 4 to several papillae (or smooth). Cerata branched (rarely absent). Jaws covering only anterior part of pharynx. Radula with numerous laterals, median tooth smooth or with a few coarse denticles (never finely serrated). Nephroproct close in front of (or above or below) anus. Optical nerves elongate ... ., Fam. *Duvauceliidae*.

2. Left liver divided into an anterior and a posterior portion, the former fused to right liver and sending diverticula to the foremost pair of cerata. Rhinophore sheaths with smooth margins prolonged into an anterior lobe. Velum with one pair of papillae beside furrow-shaped tentacles. Cerata bifid. Radula with a few laterals and serrated median tooth. Nephroproct close above anus. Eyes almost sessile on brain. Jaws covering almost whole pharynx. Fam. *Aranucidae*.

Vas deferens emerges from hermaphrodite duct :

B. Cerata in a continuous series, simple, spoon-shaped. Rhinophore club perfoliated; sheaths with papillate margin. Median tooth of radula absent or obscure, laterals numerous. Liver branching more or less to cerata and to rhinophores. Gonad encircling or dorsal to posterior liver. No stomachal plates. Nephroproct close above anus ... Fam. *Lomanotidae*.

II. Back margin produced into large lobes (continuous or separated, with a trace on the rhinophore sheaths) covered more or less with branchial tufts. Anus lateral

or latero-dorsal. Velum indistinct; no frontal papillae. Rhinophore club perfoliate. Liver divided into 2-4 compact, not branching, globular masses. Gonad separated from liver, appearing in a few globular masses. Jaws covering whole pharynx. Radula with several laterals; median tooth may fail. Stomachal plates present. Nephroproct close inside anus. Eyes with very short optic nerves. Fam. *Scyllaeidae*.

III. Back margin discontinuous, remaining only in the paired, generally compound, latero-dorsal cerata. Anus latero-dorsal. Jaws (when present) covering whole pharynx.

A. Rhinophore club with longitudinal plications. Cerata in the shape of lobes with a series of marginal papillae furnished with cnidosacs. Liver racemose. Velum distinct, bifid, with simple digitiform processes. Rhinophores with liver diverticula. Radula 1.1.1. Stomachal plates present. No prostata ... ... Fam. *Hancockiidae*.

B. Rhinophore club perfoliate. Cerata of different shape, dendriform or lobiform, without cnidosacs. Liver ramose, more or less compact, or tubuliform.

1. Cerata arborescent, with no special gills. Velum more or less distinct, with ramose processes. Radula 00.1.00. No stomachal plates. Bursa copulatrix vestigial, a secondary vesicula seminalis on the oviduct. Prostata present. Nephroproct close inside anus. Optical nerves elongated... ... ... Fam. *Dendronotidae*.

2. Cerata more or less branched, beset with gill tufts. Velum small, bifid, with simple papilliform (or digitiform) processes. Radula 00.1.00 (or reduced). Stomachal plates present. Bursa copulatrix well developed (1). No prostata gland (1). Nephroproct (1) close in front of the anus. Optical nerves distinct. Cerata as a rule with liver diverticula ... ... Fam. *Bornellidae*.

3. Cerata large, lobiform, with or without basal gills. Velum very wide, with fimbriate margin. Radula uniseriate or absent. Bursa copulatrix well developed. Nephroproct inside anus. Optical nerves very short ... ... Fam. *Fimbriidae*.

C. Rhinophore clubs smooth. Cerata simple or tuberculated (in rings), without cnidosacs, with or without gills. Liver racemose. Velum smooth, without processes. Radula 1.1.1 or 0.1.0. Rhinophores without liver divercticula. Bursa copulatrix and prostata well developed. Nephroproct close inside anus. Optic nerves distinct... ... ... Fam. *Dotonidae*.

IV. Back margin entirely reduced, as well as cerata. Anus lateral or dorsal. Liver consisting of two dorsal coeca (right and posterior liver) and one ventral (left anterior liver), all simple, tubuliform. Rhinophore club smooth (in contraction falsely laminated); sheaths very small. Jaws covering only frontal side of pharynx. Gonad in a few globular masses or flocculent stripes. No prostata and no bursa copulatrix (but a muscular vesicula seminis in the end of the oviduct). Nephroproct in the middle of the right side. Eyes with indistinct optic nerves... ... ... Fam. *Phylliroidae*.

---

(1) Unknown in *Pseudobornella*.

Fam. DUVAUCELIIDAE

The characteristic of this family is above all the compact, simple structure of the liver, which forms either a single mass with two hepatic ducts debouching into the stomach, what proves its composition of two fused parts, the left and the right liver portions; or two separate masses, representing the same parts, the right liver always smaller.

The primitive condition in the nudibranchs is, as mentioned above, that the liver originates at the larval stage as two distinct masses, one on each side of the stomach. In their phylogeny, however, the nudibranchs are supposed to have passed a process of detorsion. This, of course, was preceded by the torsion common to all gastropods. We may assume that the liver was made the subject of these processes in such a way that its original bipartition was obliterated by the earlier torsion, which made these portions fuse intimately with each other, whereas the detorsion activated the tendency to separate them anew. Where the detorsion has not been completed, as in the primitive opisthobranchs and even the Pleurobranchacea, the root of the nudibranchs, the liver still keeps this unity. According to this view we have to consider those forms of Duvauceliidae as the primitive ones, in which the liver remains a single mass composed by the fused right and left portions. To this section all genera belong except *Marionia* which shows a complete bipartition, inasmuch as its right liver is a distinct mass of its own. Just its position proves that the detorsion is less perfect, because in *Marionia* the right liver lies at the right side of the stomach, below the intestine, and debouches in the anterior stomach wall, whereas in *Duvaucelia* its position is to the left, on the upper side of the stomach and its mouth more medially; so in *Tritoniella*, too (cf. ODHNER **1934**, figs. 58 (1) and 63). *Marionia* has also another secondary character of organization, namely its stomachal plates. These thin, elevated, easily loosened laminae do not occur in the more primitive genera *Duvaucelia* and *Tritoniella*, but have originated from the pyloric folds in these forms by means of their increase and strong cuticularization.

The liver system thus offers in *Marionia* the first step towards a disintegration by separation of right and left liver portions, which is characteristic of all higher nudibranchs. This is so fundamental a character in *Marionia*, that its importance as generic mark must be esteemed far beyond others (stomachal plates, arborescent velar papillae, etc.). Together with the typical species, *M. berghi* VAYSSIÈRE 1877, which is synonymous with *Tritonia blainvillea* RISSO 1828, the following species share the separate right liver: *cucullata* GOULD, *tessellata* BERGH, *chloanthes* BERGH, and the two new species described below (*pustulosa* and *granulosa*). Another species which has been placed in *Marionia*,

(1) The designations of the liver portions in the figure have been reversed : l_1 is the right liver, l_2 the left posterior one.

viz. *M. arborescens* BERGH 1890, synonymous, according to ELIOT 1908, with *Tritonia cyanobranchiata* RÜPPELL & LEUCKART 1828, has, however, mixed characters : stomachal plates are well developed as in *Marionia*, but the velar papillae are simple, and, above all, right liver is fused with left one as in *Duvaucelia*. The right liver duct debouches, as in *Marionia*, in the foremost wall of the stomach. Another character common to *Marionia* is the site of the nephroproct in front of the anus, whereas *Duvaucelia* has its nephroproct above the anus. The same chief characters are prevailing in a species described by RÜPPELL and LEUCKART 1828 as *Tritonia rubra*, which has not been refound and studied, but which I have identified and examined; it differs from *M. cyanobranchiata* in its composed velar papillae. Both species mentioned have a common characteristic in the site of the nephroproct immediately at the anus (as in *Duvaucelia*), but in front of it and not so remote from it as in *Marionia*. For these reasons I have established in 1934 for *M. cyanobranchiata* the new genus *Marioniopsis* with the following words : « Since it must be admitted that the liver system affords a much more important standard of subdivision and a more reasonable indication of relationship than the presence or absence of stomachal plates, I infer that the liver bipartition in *Marionia* is the essential characteristic of the genus... and that the presence of stomachal plates is of secondary significance. Consequently, the somewhat aberrant *M. cyanobranchiata* which cannot be referred to *Duvaucelia* on account of its stomachal plates, should at all events be excluded from *Marionia*; and then no other course is open than to make this species the type of a distinct genus, for which I propose the name *Marioniopsis*, a genus forming a transition between *Marionia* and *Duvaucelia*. » Further, some of the species from East Africa described by ELIOT as *Marionia*, and other forms, are here referred to this genus (cf. below).

Consequently, we have to consider *Marionia* as the most differentiated genus of the family connected with the more primitive genera by *Marioniopsis*. Except the condition mentioned we do not find any other specialization of the liver system apt to form a principle of classification of the family. The most primitive genera (*Duvaucelia, Tritoniella, Tritoniopsilla*), must be characterized, therefore, from other qualities, above all radula and external habitus. A unicuspid median tooth and a uniform shape of the laterals is a primitive sign of the radula, whereas a tricuspidate median tooth and a differentiation of the laterals so that the innermost one has got a peculiar shape, is to be considered as a secondary acquisition. We have already remarked the different site of the nephroproct as a good systematical character : it has a primitive site in front of the anus in *Tritoniella, Marioniopsis* and two species of *Tritoniopsilla*, whereas in *Tritoniopsilla elegans* it lies quite as in *Duvaucelia*, that is immediately above the anus.

To some extent also the genital organs offer a certain difference in distinct genera, but their uniformity in general is a striking feature. In *Tritoniella* and *Duvaucelia*, the spermatheca or bursa copulatrix is elongate, in *Tri-*

toniopsilla elegans it is spherical, but this character seems to be less constant. The genital opening, on the contrary, seems to lie constantly, in *Marioniopsis* below the second gill tuft, in *Marionia* beneath the 3rd or 4th gill.

A good discriminating character is afforded by the jaws, which have smooth margins, or a single row of coarse denticulations in it (*Marioniopsis*) or a microscopical serration of several series of microscopic hooks outside its edge (*Marionia, Duvaucelia*).

The genera of Duvauceliidae may therefore be classified according to the characters mentioned above and their distinctions expressed as in the following synopsis.

SYNOPSIS OF GENERA AND SPECIES OF DUVAUCELIIDAE

I. Liver fused into one mass, the right liver thus indistinct though having its own duct; this mass covering upper and left side of stomach.

A. Back margins with simple processes. Penis with an apical ring. No stomachal plates. Back with keels. Nephroproct in front of anus. Jaws with smooth margins. Radula with simple or tripartite median tooth. Bursa copulatrix elongate ... ... *Tritoniella* ELIOT 1907.

B. Back margin with branched processes (rarely absent). Penis simple, conical or flagelliform.

1. Median tooth of radula unicuspidate; first lateral undifferentiated. Gills of alternating size. No stomachal plates. Jaws smooth. *Tritoniopsilla* PRUVOT-FOL 1933 (=*Tritoniopsis* ELIOT 1905, non CARPENTER 1863).

2. Median tooth of radula tricuspidate; first lateral differentiated. Jaws with smooth or denticulate margin.

a. No stomachal plates. Nephroproct above anus. Back smooth or rugose. Bursa copulatrix elongate. Velar papillae simple. *Duvaucelia* RISSO 1826 (=*Tritonia* CUVIER 1803, non MEIGEN 1800).

b. Strong stomachal plates. Back as a rule granular. Nephroproct in front of anus. Gills of uniform, not alternating, size Genital opening beneath 2nd gill. Jaws with a single series of strong denticles. Bursa copulatrix elongate. Velar papillae simple or branching ... ... *Marioniopsis* ODHNER 1934.

II. Liver in two masses, the right liver distinct, debouching in the frontal wall of the stomach, left liver part leaving the stomach free from covering. Gills of uniform, not alternating size. Nephroproct in front of anus. Stomachal plates present. Radula as in *Duvaucelia*. Genital opening beneath 3rd gill. Jaws with 3-6 series of very fine denticles. Bursa copulatrix spheric or elongate. Velar papillae compound ... ... *Marionia* VAYSSIÈRE 1877.

The genus *Mariana* PRUVOT-FOL 1930*b*, too briefly described and referred by its author to Fam. Tritoniidae (=Duvauceliidae), is too incompletely characterized for being recognized or included in this survey. Moreover, the name

was preoccupied, what caused PRUVOT-FOL to change it (1931) to *Marianina*, without, however, to give further details on the characters. It may be possible that it is identical with *Aranucus* described below, but, since this is, unfortunately, impossible to decide from the meagre « diagnosis », which PRUVOT-FOL herself characterizes as incomplete, I am sorry to be obliged to consider this name as a *nomen nudum* with no chance to priority.

Tritoniella Eliot 1907.

Only two species have been referred to this genus, both established by ELIOT in 1907 from the Antarctic Region. The material collected by the British « Terra Nova » Expedition, 1910, studied by me and published in 1934, has enabled us to distinguish with certainty between these two species, the characters of which, according to the work mentioned, may be expressed as follows. *T. belli*, described as the first, may be chosen as the type.

I. Jaws with the masticatory margin emarginate in its upper half. Median tooth of radula with a broad anterior emargination and with a trace of tripartition; its breadth greater than its length; first lateral broader than the following ones, with a broad basal plate and a very short cusp. Max. L. of animal 63 mm.
T. belli ELIOT 1907 (= *T. sinuata* ODHNER 1926, non ELIOT 1907).

II. Jaws with a straight (not emarginate) masticatory margin. Median tooth with a narrow anterior emargination and without trace of tripartition; its length greater than its breadth; first lateral of about the same shape as the following ones, with comparatively narrow basal plate and distinct cusp. Max. length 30 mm.
T. sinuata ELIOT 1907.

Duvaucelia Risso 1926.

(= Tritonia Cuvier 1803, non Meigan 1800).

For the nomenclature of this genus I refer to IREDALE & O'DONOGHUE (1923) and ODHNER (1926), whereas PRUVOT-FOL's plea (1931) for CUVIER's original name cannot be accepted. I refer to my work of 1926 also for the classification of this genus with following additions. *D. undulata* O'DONOGHUE 1924 is to be added to the group of *D. diomedea* BERGH. *Sphaerostoma dakini* O'DONOGHUE 1924 is a *Marioniopsis* (cf. below). *Sphaerostoma aurantiacum* BARNARD 1927 may be akin to *Duvaucelia plebeia*, but is too meagerly described to be classified. *Tritonia incerta* BERGH 1904, from New Zealand, seems to be related to *D. pallida* and allies. *Tritonia irrorata* BERGH 1905 is a further member of this genus; BERGH speaks about « Hauptleber » and « Nebenleber », but he does not say the right liver to be distinct as in *Marionia*; he does not speak, neither, of stomachal plates and leaves unsettled if the 4 papillae (beside the tentacles) on each side of the velum are simple or composed. The *Duvaucelia irrorata* of BABA 1933 from Japan is certainly distinct and seems to be a *Marioniopsis*; in spite of its great size (60 mm) it has a narrower radula (25.1.1.1.25) than BERGH's *T. irrorata* of 32 mm length, which has 70.1.70 teeth in each row.

Tritoniopsilla Pruvot-Fol 1933.
(= **Tritoniopsis** Eliot 1905, non Carpenter 1863).

The type of this genus is *Tritoniopsis brucei* ELIOT 1905 from Gough Island (« Scotia » Exp. 1904), and it is of interest that the nearest relative is *Tritonia elegans* SAVIGNY 1826, which HAAS (1920) referred to the genus *Tritoniopsis* on account of the same shape of the median radula tooth. Mme PRUVOT-FOL (1933) has given some more details of the latter species (teeth, jaws, etc.), and I have here examined the anatomy of specimens from the Red Sea burrowed from the Berlin Museum and the Senckenberg Museum, Francfort-on-the-Main, and stated

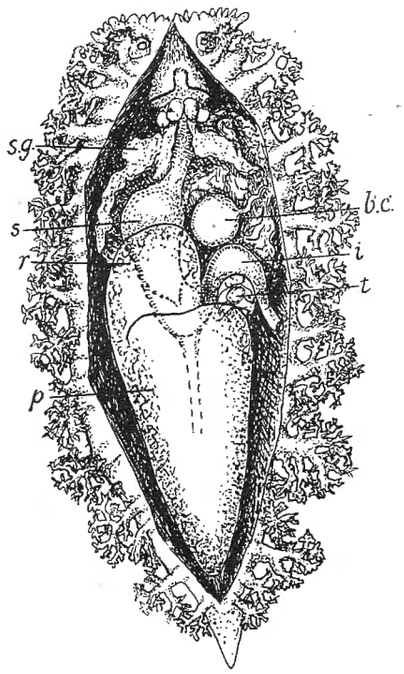


FIG. 12. — *Tritoniopsilla elegans*. Anatomy.

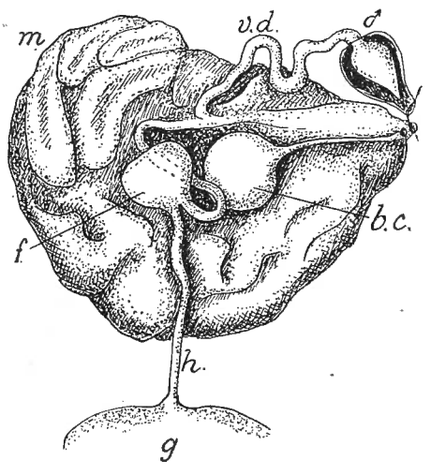


FIG. 13. — *Tritoniopsilla elegans*. Genital organs.

liver, stomach and genitalia to be as in *Duvaucelia* (cf. figs. 12, 13). The intestine may be reflected on the upper side of the liver or not. Another specimen of *T. elegans* was from Pilai, Birma (L. 20 mm; Mus. Berlin). PRUVOT-FOL asks if *Tritoniopsis gravieri* VAYSSIÈRE 1912 (1) may be identical with *T. elegans* or with *Tritonia cyanobranchiata* RÜPPELL & LEUCKART 1828, which has a similar colouration. This concordance in colour is, no doubt, occasional, since the habitual and anatomical characters of *T. gravieri* prove its identity with

(1) The specimens from Ceylon reported by HAAS (1920) under the name of *Tritoniopsis gravieri* belong to *Marioniopsis cyanobranchiata* (*vide infra*).

T. elegans, whereas those of the latter species prove that this belongs to the different genus *Marioniopsis* (see below).

In addition to the species mentioned I referred in 1926 to the genus *Tritoniopsis* [1] *Tritonia tetraquetra* PALLAS 1788 and *gigantea* BERGH 1904, which are certainly identical, on the base of the same character of the radula. O'DONOGHUE has (1922) completed our knowledge of the external habitus of this species, and it appears from his statement that it shares a character of the two remaining species, viz. that the numerous gills are of alternating size. As to the inner anatomy we have to consult BERGH's descriptions of this species, and we find from them that there are no stomachal plates and that the bursa copulatrix is pyriform with a short duct. BERGH states, further, the position of the nephroproct to be close in front of the anus. In *T. elegans* I found the site of the nephroproct just above the anus and the shape of the bursa copulatrix spherical.

The characters of the three species hitherto known may be tabulated as follows.

I. Back with a median ridge sending out lateral ridges. Velum with 12-14 simple digitations. Rhinophore sheaths with 2-3 appendages in front. Gills 12-15. Radula about 30.1.30. Genital orifice between gills 5 and 6, anus between gills 7 and 8. Colour white. L. 22 mm. ... ... *T. brucei* ELIOT 1905 [*Tritoniopsis*].

II. Back without ridges. Rhinophore sheaths without frontal appendages.

A. Back smooth or rugose. Velum with about 30 simple digitations. Rhinophore sheaths connected with gills or not. Nephroproct above anus, which lies behind gills 7 or 8; genital orifice below gills 4 or 5. Radula narrow, 7-9.1.7-9. Colour varying : bluish gray with dark blue or blackish gills, or with the gills reddish or green; or orange with a few blackish spots on the back and bluish gills. L. 50 mm. ... ... *T. elegans* SAVIGNY 1826 [*Tritonia*] (=*Tritonia glauca* and *glama* RÜPPELL & LEUCKART 1828; *Tritoniopsis gravieri* VAYSSIÈRE 1912).

B. Back tubercled. Velum smooth-margined, entire, not bilobed. Rhinophore sheaths with tubercled margins. Nephroproct close in front of anus. Radula broad, about 50 × 250.1.250. Colour brick red, at the edges sprinkled with brown, tubercles yellowish with white spots. L. up to 290 mm. living; (O'DONOGHUE) ... ... *T. tetraquetra* PALLAS 1788 [*Limax*] (=*Tritonia gigantea* BERGH 1904).

Marionia Vayssière 1877 and **Marioniopsis** Odhner 1934.

The type of *Marionia* is, as mentioned above, *M. berghi* VAYSSIÈRE 1877, which is identical with *Tritonia blainvillea* RISSO 1828. I have examined the

---

[1] PRUVOT-FOL (1933, p. 108) says nevertheless about *Tritoniopsis* : « Il est à noter qu'Odhner n'admet pas ce genre et n'en fait qu'un sous-genre » (evidently a confusion with *Tritoniodoxa*; cf. ODHNER 1926).

anatomy of the typical species and found it to concord with that of *M. cucullata* described by me in 1934. MISURI (1917) has given a correct figure of left liver, stomach, etc., but he has not observed the right one, though BERGH (Malac. Unters. 1884, p. 744, pl. LXXV, fig. 15) has clearly stated its presence.

A first list of the species of *Marionia* was given by BERGH (1884) (Malac. Unters., p. 703). He includes herein *M. blainvillea* as first member, and further *M. elegans* SAVIGNY, *M. cyanobranchiata* RÜPPELL & LEUCKART and *M. occidentalis* BERGH. As to *M. elegans* and *cyanobranchiata* he remarks in a note : « Ob alle diese letzteren Formen nun überhaupt Marionen sind, muss vorläufig dahingestellt bleiben ». In Malac. Unters. 1890, p. 891, and 1892, p. 1070, BERGH includes anew *elegans* and *cyanobranchiata* in *Marionia* and thinks them to be closely related to each other. The same lists then embrace the species mentioned above with the addition of *M. arborescens* BERGH. To these forms of *Marionia* ELIOT added 5 new species in 1904.

As to *M. elegans*, HAAS (1920) definitely referred this species to *Tritoniopsis* (cf. above). *M. cyanobranchiata*, however, was known only from the original diagnosis and figures, until ELIOT refound it in the Red Sea, examined it in detail (1908) and stated it to be a *Marionia* « on account of the armature of plates in the stomach ». ELIOT considered further that this species was identical with *M. arborescens* BERGH. In 1933 PRUVOT-FOL drew attention to the similar colour of *T. cyanobranchiata* and *Tritoniopsis gravieri* and said : « j'aurais été tentée de les regarder comme synonymes sans l'assertion d'Eliot que la *T. cyanobranchiata* est une *Marionia* et possède des plaques stomachales ». But already external characteristics prove the distinctness of the two species : *T. gravieri* shows much greater agreement with *T. elegans* in its branchiae which alternate with smaller ones, and in its cephalic veil with about 30 digitiform projections, whereas in *T. cyanobranchiata*, according to the description and figures (pl. 4, figs. 3*a*, 3*b*) of RÜPPELL & LEUCKART, there are 9 pairs of branchiae, all uniformly developed and no alternately small ones, and the veil has only 8 processes. In *M. cyanobranchiata* of ELIOT there are likewise 9 pairs of equally sized branchiae and no small ones between them; the velum has 10 processes; thus, with the latter slight difference, there is so good an agreement that ELIOT's specimen, as he remarks, « may be regarded as certainly identical with the *Tritonia cyanobranchiata* of RÜPPELL & LEUCKART », though no direct comparison with the type specimen has been made. Beside the similarities mentioned, the anus lies in *M. cyanobranchiata* beneath the 4th gill, quite as in the figure of the original, whereas, in *T. elegans*, still more branchiae (at least 5-7) precede the anus. I therefore do not hesitate in the correctness of ELIOT's identification and base the characters of *M. cyanobranchiata* on his description. It follows that this species is quite different from VAYSSIÈRE's above-mentioned species in spite of the strikingly similar colouration.

I identified with *M. cyanobranchiata* 2 specimens borrowed from the Zoolo-

gical Museum in Berlin, the one collected by HARTMEYER (Jan. 1902) in Gimsah Bay, Suez, and already correctly determined (L. 25 mm), the second collected by Stabsarzt Dr. SANDER at Zanzibar (L. 30 mm). The first had 4 papillae on each side of the velum (inclusively the tentacles) and a weak trace of a 5th mesial one on the right side; the second had 5 processes on each side (incl. tent.). There were 11 and 9 pairs of cerata respectively. Genital aperture below 2nd gill, anus below 4th. Nephroproct very close in front of anus.

An anatomical examination of these specimens revealed the fact, which made necessary the establishment of the genus *Marioniopsis*, namely that the right liver is fused with the left one (Fig. 14) which encloses the stomach as in Duvauceliidae in general but aberrant from *Marionia*. ELIOT (1908, p. 122) says about the liver in *M. cyanobranchiata* : « The front part is hollowed out and forms two lobes which enclose the greater portion of the stomach... An accessory portion of the liver lies under the intestine ». BERGH, in describing his *M. arborescens*, which ELIOT considers with right as synonymous, says about the liver (Malac. Unters, 1890. p. 893) : « Der untere-linke Theil dieser Lebermasse [=posterior liver] setzt sich nach vorne in einen rechts gebogenen, 1-1.5 Cm (von links nach rechts) breiten, etwa 0.4 bis 0.6 Cm dicken Lappen fort; zwischen diesem Lappen und der Hauptleber liegt rechts der erste Magen, links der Kaumagen und der Darm welcher über die obere Seite des Magens verläuft. In der Kniebiegung des Darmes liegt eine kleine, 8-4 mm lange Nebenleber. Die Hauptleber öffnet sich in den ersten Magen, der vordere Leberlappen, wie es schien in den Kaumagen und die Nebenleber, wie es schien, in den Darm. » The two liver portions are fused together in the specimens at my disposal, quite as typical in Duvauceliidae. Only two ducts lead into the stomach.

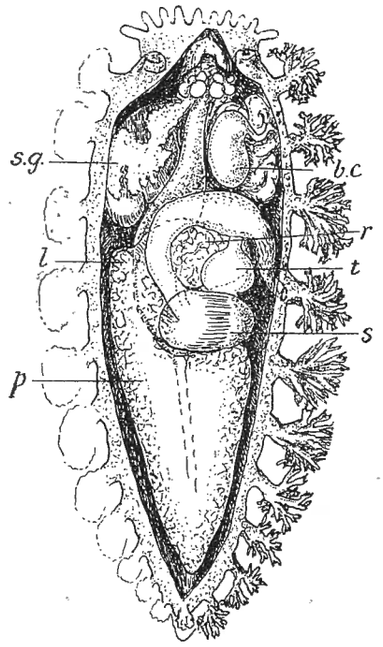


FIG. 14.
Marioniopsis cyanobranchiata.
Anatomy.

The genital organs were described by BERGH who found an elongate bursa copulatrix; ELIOT found it spherical. In the specimens at my disposal it has an elongate shape, but this may vary. It opens separately as in *Marionia*. An ampulla similar to that of *Marionia* debouches directly into the albumen gland; from here the short and wide vas deferens emerges; penis conical.

A further specimen (L. 25 mm) of *M. cyanobranchiata* belongs to Dr. TH. MORTENSEN's collections (Mus. Copenhagen) and comes from St. Cruz Island, Zamboanga, coral reef (25-28/2 1914). To this species also belong the specimens from Weligama, Ceylon, which HAAS (1920) reported under the name of *Trito-*

niopsis gravieri (Mus. Senckenberg). *M. ramosa* ELIOT 1904 is no doubt identical with *cyanobranchiata.*

The second species which I refer to the genus *Marioniopsis* is one which was collected by Dr. MORTENSEN (Sept. 1925) at Cannoniers Point, Mauritius, in two specimens (Mus. Copenhagen). It has a rosy tint, 10-12 gill tufts on each side of the body, which is covered with low conical warts, and 6 processes on each side of the velum (except the tentacles), which are divided into several small twigs most in or below their tips. Because of these characters I refer these specimens, the largest of which attains 70 mm in length, to *Tritonia rubra* RÜPPELL & LEUCKART 1828 (pl. 4, fig. 1), a species from Tor, Red Sea, which has not been refound; I have not seen the type. PRUVOT-FOL (1933) thinks this species, listed by O'DONOGHUE (1929) as a *Sphaerostoma,* to be possibly identical with *Tritoniopsilla elegans*; these are the single references existing beside the brief original description. One of the above specimens is figured on the plate, figs. 7, 8.

The rhinophorial clubs have 6 tripinnate filaments. The velar processes which are generally split up in their ends, the very slender body, the warty back and the colour forbid an identification with *T. elegans,* and the hindmost branchiae diminish in size much more rapidly than in that species. The radula of the present specimens show the characters of *Marionia,* and the jaws have a coarsely serrated margin as in *Marioniopsis cyanobranchiata.* The position of the openings is about the same as in the latter species; genital orifice below 2nd, anus just in front of 4th gill; nephroproct close in front of anus. Above all, however, the inner anatomy is quite in accordance with that species (Fig. 15), the liver is undivided in the same manner, the genital organs show a similar short and wide vas deferens and an elongate bursa copulatrix.

The jaws of *M. rubra* (Fig. 17) are reddish brown and very narrow in their upper ends, broadening towards below and much curved; their masticatory margin is coarsely serrated with one single series of about 120 denticles steadily increasing in size towards the under end of the processus masticatorius; only the 10 last ones decrease again rapidly. Length of jaws 12 mm. Radula 45×50-55.1.1.1.50-55; central tooth tricuspid (Fig. 19).

No direct observations on the liver being available it is somewhat uncertain which of the remaining species described as *Marionia* may belong to *Marioniopsis.* ELIOT (1904 *a*) has no particulars at all in this respect for *M. pellucida,* but for three of the remaining species described by him he talks about the stomach lying partly under or being included into the liver (*albotuberculata, viridescens, ramosa*). For *M. laevis,* ELIOT does not state these things, but I think this species is identical with *M. distincta* BERGH 1905 from the Paternoster Islands, because the coloured figures of BERGH (pl. IV, fig. 19) and ELIOT (pl. IV, fig. 4) show about the same main tint and similar transversal brown stripes and brown dots; further the back is smooth, and there are 9-10 pairs of branchiae, the three posterior ones rather small. BERGH, it is true, describes 11 velar papillae almost

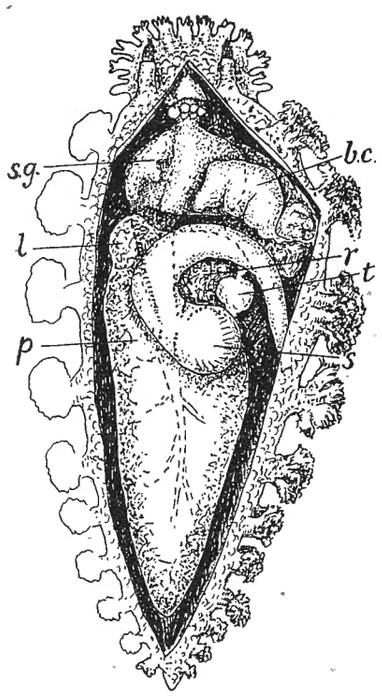


FIG. 15. — *Marioniopsis rubra*. Anatomy.

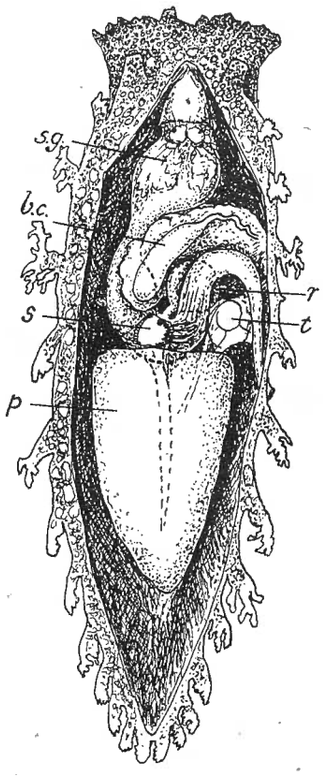


FIG. 16. — *Marionia pustulosa*. Anatomy.

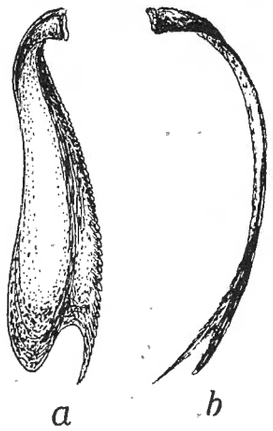


FIG. 17. — *Marioniopsis rubra*. Left jaw. *a*, from inside; *b*, from front magin. ×3,5.

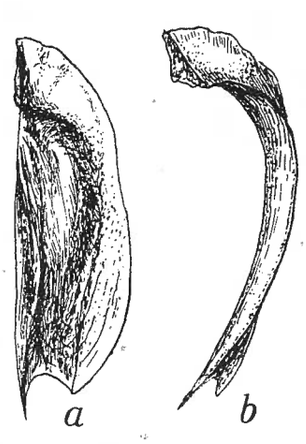


FIG. 18. — *Marionia pustulosa*. Left jaw. *a*, from outside; *b*, from front margin. ×3.

cylindric and tuberculate beneath, whereas ELIOT mentiones 3 on each side, the two mesial ones simple (what is evident also in BERGH's fig.), and 4 branched ones; the difference may depend on different interpretation of the single papillae. In BERGH's specimen the mandibular margin has 14 strong denticles, in ELIOT's 20-30, which may depend on size or variation. BERGH says about the liver that it is 15 mm. in length including the accessory liver to the left, which seems to indicate that the liver parts are coalesced, thus a *Marioniopsis*. So we may be able to refer to that genus all the species mentioned above.

If we compare these species in other respects, we find that all possess a character which is not met with in any typical *Marionia*, viz. the denticulation of the jaw margin by means of a single row of coarse teeth. In *Marionia*, on the contrary, there are about 4-6 rows of small denticles without the smooth jaw margin, e. g. *M. cucullata* (cf. ODHNER 1934, fig. 65); at the naked eye the edges appear smooth. Further the jaws of *Marionia* are much broader in their upper part, in *Marioniopsis* much narrower above and dilated below. If this distinction holds good in all species of the two genera, we have a good means of separating them and to refer to respective genera also the remaining species of questionable systematic position. Thus *Marionia pellucida* ELIOT, which has 3-4 rows of denticles at the edge of the jaws, would be a true *Marionia*. Further, I suspected that *Sphaerostoma dakini* O'DONOGHUE, which has a single row of large denticles and a shape of jaw recalling that of *Marioniopsis rubra* though broader, would belong to the latter genus. Its reference to *Sphaerostoma* was to be doubted already on account of the description; for the oral veil « bears about six or seven dendriform processes on each side of the middle line ». and the jaw is unlike every one of *Duvaucelia*. Though nothing is said about so important a character as the stomach armature or the liver, I did not hesitate to refer it to the genus *Marioniopsis*.

Through the kindness of Dr. CALMAN and Mr. ROBSON of the British Museum, a specimen of *Sphaerostoma dakini* was sent to me for reexamination. The liver proved at once to be quite as in *Marioniopsis*, and the stomach was armed with strong and high plates of a hyaline corneous colour. The back and body sides were warty. The velar processes were compound in a vertical plane as in *Marionia*. The nephroproct lies close in front of the anus. The jaws had about the same shape as in *M. rubra* (though less curved) and 40 regularly increasing denticles only half as densely set as in *M. rubra* (distance between the tips of denticles larger than their length; in *M. rubra* shorter than their length). The bursa copulatrix was elongate.

Duvaucelia irrorata of BABA 1933 is, as mentioned, different from the type of BERGH, it seems to be a *Marioniopsis* on account of velar processes and jaw margin. In want of detailed description I name it preliminarily *M. babai* n.

We are justified in supposing, then, that the characters of the jaws are generally distinctive in this group. As in *Duvaucelia*, the jaw has in *Marionia*

a thin and narrow masticatory process, and the whole masticatory margin is even and rounded, beset along its edge externally with 3-6 rows of small hooks. Where in certain species a different character of this margin is to be established, inasmuch as it bears a single series of teeth, as mentioned above (cf. BERGH 1905, pl. XIX, fig. 1), we have probably to do with a *Marioniopsis*. ELIOT (1904*a*) has expressed the opinion that possibly « the denticulation of the jaw varies with age », but no facts corroborating the view of a transition with age from one of these types into the other are available. The jaws may be worn, but then the edge becomes quite even also in cases where there is original serration in the edge; and the coarse serration cannot be the consequence of tearing, the less so, as it is quite typical in small specimens, too. In *Duvaucelia hombergi*, on the contrary, the denticulation of the jaw edge seems to be intensified by wearing, but here the denticles are of another kind than those of *Marionia* and *Marioniopsis*, inasmuch as they are composed of smaller hooks but with a stronger central one of greater resistance, wich brings about a coarser serration after use.

Beside the structure of the jaws, we find a character distinguishing between *Marionia* and *Marioniopsis* in the position of the genital aperture; this lies beneath the 2nd gill in *Marioniopsis* and beneath the 3rd or further back in *Marionia*; so far known this seems to be a constant mark. Other taxonomic characters of a second range are found in the external habitus (back more or less warty) and the colour and radula. The number and branchment of the velar papillae seems to be conclusive for the discrimination of the species and gives perhaps also a generic distinction; in *Marioniopsis cyanobranchiata* the velar processes are all simple and not branched, in *M. rubra* and other congeneric species their branchment may be irregular, dendriform, except in *M. dakini*; in *Marionia blainvillea* and other species of *Marionia* and in *Marioniopsis dakini* their composition is quite regular, the smaller tubercles being set in *vertical* series.

According to the conclusions here arrived at I think it possible to comprise the species of *Marionia* and *Marioniopsis* in the following ways.

SYNOPSIS OF THE GENUS MARIONIOPSIS

I. All velar processes simple. Median tooth of radula with 2 denticles on each side of the cusp. Jaw denticles more than 100. Velar processes about 5-7 on each side. Back, body sides and velum warty, rhinophore sheaths smooth. Gills 9-13 pairs. Anus beneath gill 4, genital opening beneath gill 2. Radula $60 \times 50.1.1.1.50$ (BERGH) or $45 \times 29.1.1.1.29$ (ELIOT, *M. ramosa*). Colour yellow, gill branches, velar margin and rhinophore bluish green; back with brown reticulations. L. 60 mm. (BERGH) ... ... *M. cyanobranchiata* RÜPPELL & LEUCKART 1828 [*Tritonia*] (=*Marionia arborescens* BERGH 1890, *M. ramosa* ELIOT 1904).

II. All velar processes (as a rule) branched. Median tooth of radula with 1 denticle on each side of the cusp.

A. Back warty. Radula teeth less than 100 in half a row.

1. Jaw denticles more than 100, gradually increasing in size towards below. Genital opening below gill 2. Velar processes 6 on each side.

a. Gills 10-12 pairs. Rhinophore sheaths warty. Anus just in front of gill 4. Radula 45 × 50-55.1.1.1.50-55. Colour rosy, rhinophore clubs bluish green, gills and tips of velar papillae yellow. L. 70 mm. ... *M. rubra* RÜPPELL & LEUCKART 1928 [*Tritonia*].

b. Gills 7 pairs. Radula 40 × 25.1.1.1.25. Colour (living) dark yellowish green sprinkled with dark brown, dark yellowish white, grayish white and dark reddish white mottles, bluish spots and dark reticulations; sides of body with grayish white granules, bluish spots and dark reticulations. L. 60 mm. *M. babai* n. n. (= *Duvaucelia irrorata* BABA 1933, non *Tritonia irrorata* BERGH 1905) (1).

2. Jaw denticles fewer, 10 much larger than the rest. Radula with about 90 laterals in half a row.

a. Radula 40 × 95.1.1.1.95. Velar processes 5 on each side. Gills 9 pairs. Genital aperture below gills 2-3. Colour white reticulated with red-brown; a small white tubercle in each mesh. L. 45 mm. ... ... *M. albotuberculata* ELIOT 1904 [*Marionia*].

b. Radula 37 × 90.1.1.1.90. Velar processes 7 on each side. Gills 10 pairs. Colour reddish brown with greenish reticulations and white spots. L. 42 mm. *M. viridescens* ELIOT 1904 [*Marionia*].

B. Back warty. Radula teeth more than 100 in half a row. Jaw denticles about 40, regularly increasing. Velar processes 6-7 on each side each with a vertical series of papillae. Gills about 13 pairs. Genital aperture below 2nd gill, anus below 3rd gill. Radula 67 × 135.1.1.1.135. Colour gray or pinkish marbled with brown. L. max. 88 mm. *M. dakini* O'DONOGHUE 1924 [*Sphaerostoma*].

C. Back smooth. Radula teeth more than 100 in each half row. Velar processes 3 or 5 on each side, the 2 mesial ones simple. Gills 9-10 pairs. Radula 45-47 × 80-100.1.1.1.80-100 (ELIOT) or 52 × 120-130.1.1.1.120-130 (BERGH). Colour pale purplish brown with transversal stripes of darker brown; branchiae and rhinophores pink with dark red blotches (ELIOT). L. 36 mm. (BERGH) to 50 mm. (ELIOT) ... ... *M. laevis* ELIOT 1904 [*Marionia*] (= *Marionia distincta* BERGH 1905).

SYNOPSIS OF THE GENUS MARIONIA

I. Back with distinct polygones, for the rest smooth or finely grainy. Gills 11-16 pairs.

A. Rhinophore sheaths and gill stems smooth.

1. Nephroproct close in front of the anus (distance equal to or smaller than anus diameter). Polygones more or less filled with white spots within a reddish brown or orange reticulation. Velar processes 6-8 on each side. Gills 11-15 pairs. Radula 40-54 × 30-54.1.1.1.30-54 (BERGH) or 35-42 × 18-36.1.1.1.18-32 (MISURI). L. 45-95 mm. (MISURI)... ... ... *M. blainvillea* RISSO 1828 [*Tritonia*] (syn. *Tritonia gibbosa* RISSO 1828, *tethydea* DELLE CHIAJE 1829, *decaphylla* CANTRAINE 1840, *costae* VÉRANY 1852, *meyeri* VÉRANY 1852, *acuminata* COSTA 1866, *quadrilatera* SCHULTZ 1836; *Marionia berghi* VAYSSIÈRE 1877).

(1) Mr. BABA has kindly written me some completing characters of this species, but the chief generic one remains unsettled.

2. Nephroproct further in front of the anus (distance more than twice the anus diameter). Polygones greenish, body sides reddish or greenish with feebly elevated white spots. Velar processes 7-11 on each side. Gills 13-16 pairs. Radula 70 × 60.1.1.1.60 (ODHNER 1934). L. 90 mm. *M. cucullata* GOULD 1852 [*Tritonia*].

3. Nephroproct? Polygones bright yellowish (in alcohol), main colour otherwise whitish. Velar processes 6 on each side. Gills 13 pairs. Radula with 35 series? (incompletely known). Jaws with 3 rows of hooks. Stomachal plates elevated (height = half the length). Anus below gill 5. L. 25 mm. ... ... *M. tessellata* BERGH 1905.

B. Rhinophore sheaths and gill stems warty, the warts (whitish or yellowish in colour) growing larger to prominent polygones or low pustules on back, interlined with greenish brown; similar warts on velum and even inside the rhinophore sheaths. Velar processes 6-8 on each side. Gills 14-16 pairs. Radula about 80 × 112.1.1.1.112. L. 130 mm. ... ... *M. pustulosa* n. sp.

II. Back without distinct polygones, but with distinct, though often scattered, tubercles.

A. Velar processes 6 on each side, all 3-4-branched. Anus behind the 5th gill. Gills 14-16. Colour (in alc.) whitish; or reddish yellow with pale gray opaque vermiculations between the prickly yellow warts. Jaw margin with 4-6 rows of subequal small hooks. Radula 38 × 50.1.1.1.50 (L. of animal 37 mm.) or 34 × 30.1.1.1.30 (L. 22 mm.). Stomach plates elongate (height 2/5 — 1/3 of length) ... ... *M. granularis* n. sp.

B. Velar processes 6 on each side, all, except 2 simple mesial ones, 3-branched. Anus between 4th and 5th gills. 12 gill pairs. Colour dark greenish gray. Jaws with 5-6 rows of small hooks at masticatory margin. Radula 40 × 43.1.1.1.43. L. 22 mm. ... ... *M. pambanensis* O'DONOGHUE 1932.

C. Velar processes 5 on each side, thereof 43-branched. 13 gill pairs (first and last minute). Colour (living) sparsely reticulated with vermillion (in alc. yellowish) with white elevated spots or small tubercles (in alc. pale yellowish). Masticatory margin with 3-4 rows of hooks. Radula 25 × 22.1.1.1.22. L. 15 mm. (in alc.) ... ... *M. pellucida* ELIOT 1904.

D. Velar processes 4 on each side, some ones with tubercles on under side. 9 gill pairs (large) and some intermediate smaller tufts. Colour yellowish white with a reddish tint and whiter warts; rhinophore sheaths and gillstems grass green. Masticatory margin with 5-6 rows of hooks. Radula 32 × 44.1.1.1.44. L. 20 mm. ... ... *M. chloanthes* BERGH 1902.

DESCRIPTION OF THE NEW SPECIES

Marionia pustulosa n. sp.

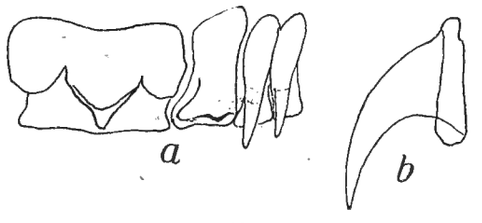
(Plate, figs. 4, 5.)

Body large, lanceolate, depressed, L. 125 mm., br. 35 mm., h. 22 mm. Back with large, roundish, little elevated pustules, the largest in the median part, about 7 mm. in diameter, becoming smaller towards the margin and covering as warts the stems of the gills, the rhinophore sheaths (even inside), the velum (even under side) and the body sides. Velum with 6 papillae on each

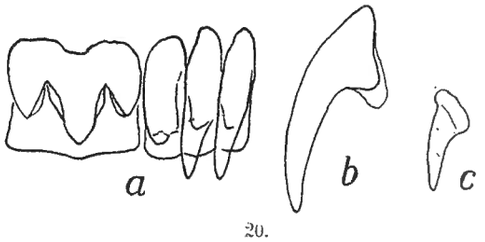
side, composed (bearing 2-3 smaller knobs beneath). Rhinophore sheaths with thin even margin. Back margin prominent, with 15 pairs of cerata, mostly of uniform size, consisting of a thick stem 3 times pinnate into smaller and comparatively few branches, all directed backwards, the 5th and 7th largest, the anterior and posterior ones smaller. Genital aperture beneath 3rd gill, anus between 4th and 5th gill, nephroproct close in front of anus. Colour brownish green, deepening on the gills; pustulae yellowish, gradually passing into whitish in the marginal warts.

Jaws strong (Fig. 18), L. 17 mm., each 2 ½ times as long as broad, with smooth margin. Radula (Fig. 20) with 80 series, the largest containing about 112.1.1.1.112 teeth, median tooth tricuspid, first lateral one little broader than following ones and with short and broad cusp (not contorted as in the rule in *Marionia*).

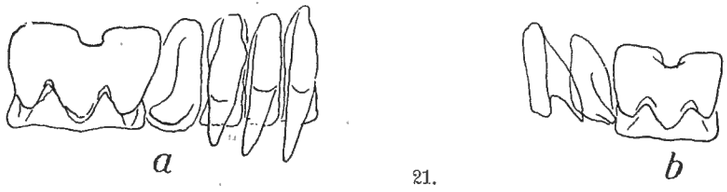
Stomach in its pyloric part with a girdle of about 25 strong and elongate



19.



20.



21.

FIG. 19. — *Marioniopsis rubra*. Radula. *a*, median tooth and 3 innermost laterals; *b*, outmost marginal. × 80.

FIG. 20. — *Marionia pustulosa*. Radula. *a*, median tooth and 3 innermost laterals; *b*, lateral from the middle of a series; *c*, outmost margin. ×80.

FIG. 21. — *Marionia granularis*. Radula. *a*, from Formosa Channel; *b*, from Persian Gulf. × 125.

folds each with a low cuticular hyaline crest, thus no true plate. Liver portions distinct, the right one small, debouching in right stomach wall, the left posterior one conic, leaving the stomach free (Fig. 16).

Genital organs with the short and wide vas deferens emerging from albumen gland, ending in a broadly conic, somewhat flattened penis; hermaphrodite duct widened to an elongate ampulla; bursa copulatrix with a stalk shorter than the vesicula and debouching in a separate opening.

Locality : Port Curtis, Queensland, 4-5 m., coll. Messrs. MELBOURNE WARD & BOARDMAN (July 1929), 1 sp. (in Riksmuseum).

Marionia granularis n. sp.
(Plate, fig. 6.)

Body elongate, rather elevated, L. 37 mm., br. 10 mm., h. 6.5 mm. Back and body sides with small warts all over, very fine on rhinophore sheaths and velum. Margin of velum with 6 processes on each side, the largest compound of 4-5 vertically arranged papillae. Rhinophore sheaths with crenelate or minutely lobate margin. Back margin a little prominent, with 13-14 pairs of gills, not much branching. Genital opening beneath 3rd gill, anus between 5th and 6th gill. Nephroproct close in front of anus. Colour (in alc.) cream white. Jaws (L. 6 mm.), with 4-5 rows of small denticles. Radula 38 × 50.1.1.1.50 (Fig. 21*a*) median tooth tricuspid, with well marked deep emargination in front. Stomach with a girdle of strong hyaline plates with excentric apex (H. = 2/5 L.). Liver distinctly divided in one right small mass opening to the right into the stomach, and a conic posterior liver opening behind.

Penis short, conic; vas deferens short and broad coming from albumen gland. Ampulla typic, saucer-shaped.

The type belongs to the Uppsala Zool. Inst. and comes from Formosa Channel, 20°20′N., 121°30′E., 120 m. (Capt. SVENSEN), 1 sp.

To this same species I reckon a small specimen (L. 22 mm., br. 6 mm., h. 5.5 mm.) from the Persian Gulf (Brit. Mus. 98.12.5.89). It has a similar back, velum, rhinophore sheaths, site of anus and other openings, etc. but has a more reddish yellow tint and yellow warts. Its radula has 34 series with 30.1.1.1.30 teeth (Fig. 21*b*), and the stomachal plates are somewhat aberrant in having central apices and a height = a third of the length. Though a small specimen it has its genital organs well developed. Locality : Persian Gulf.

Fam. ARANUCIDAE

It was necessary to create a distinct family to accept the new genus *Aranucus* described below. Whereas in external habitus it bears a great similarity to a *Duvaucelia,* its liver, above all, differs from all Duvauceliidae inasmuch as a separation between the posterior liver and the anterior one (= right liver + anterior portion of left one) has taken place, which causes a type of liver like that of Scyllaeidae or still better some forms of Bornellidae (*Bornella excepta* and *Pseudobornella*). In *Aranucus* the two parts of the anterior liver send each a branch into the first pair of dorsal papillae, in *Pseudobornella* and *B. excepta* no such diverticula are developed. In the genital system, *Aranucus* differs from both Scyllaeidae and Bornellidae and agrees with Duvauceliidae in the fact that the vas deferens emerges rather from the distal main glandular mass, than from the hermaphrodite duct, and has no prostata.

DIAGNOSIS OF **ARANUCUS** N. GEN.

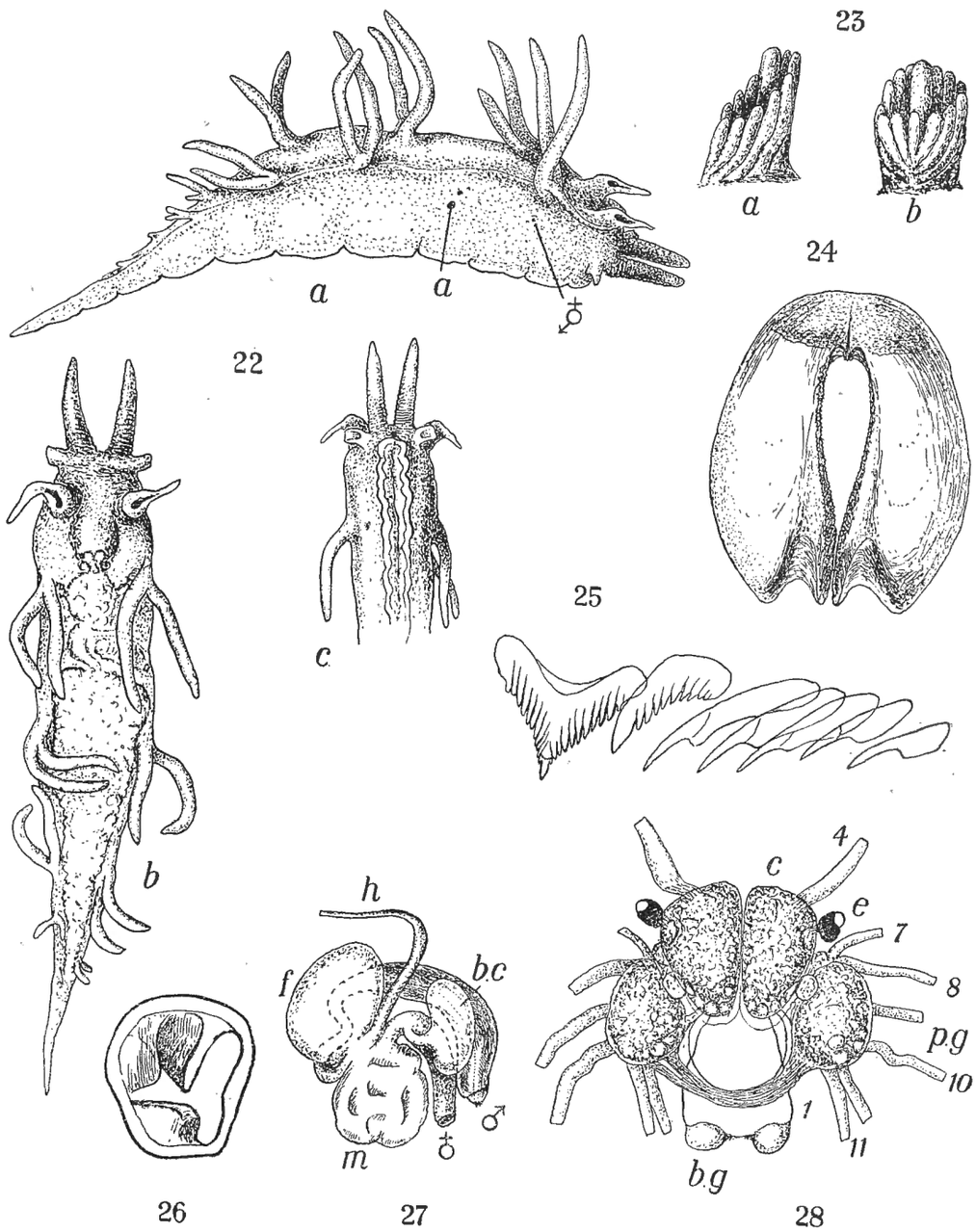
Body with thread-like back margin beset with a few pairs of erect bifid processes; rhinophore sheaths produced into a frontal lobe, club brush-like, with elongate simple papillae; velum with 2 median strong digitiform papillae directed forwards and a pair of short furrow-shaped tentacles laterally. Genital orifice beneath first papilla, anus lateral between 1st and 2nd papillae, nephroproct close above anus. Jaws with margin bearing several rows of minute grains. Radula with unicuspid median tooth, serrated in margins, first lateral with inner margin serrated, outer laterals smooth, few in number. Anterior liver with diverticula into the foremost pair of papillae, posterior liver unbranched. Stomach with cuticularized folds (no true plates).

Aranucus bifidus n. sp.

Body small, quadrangular in section, tapering to a narrow tail (Fig. 22). Margin of the smooth back faint but distinctly marked and continuous from the rhinophores to the tail root. Along each back margin a series of about 5 elongate bifid digitiform cerata without any ramifications; the foremost pair of cerata the longest, following cerata diminishing in length, the hindmost one a single median papilla. Rhinophores retractile within wide and moderately high sheats with the hind margin entire but the anterior one with a tapering lobe projecting outwards. Base of the smooth sheaths with the back margin running up on the external side. Rhinophore clubs (Fig. 23) cylindric, with a circlet of erect simply digitiform papillae, about 12 in number, shorter in front, the foremost ones diverging towards both sides from a very short rhachis. Head with a bifid velum bearing a pair of digitiform processses projecting forwards; the sides of the velum forming a pair of short furrow-shaped tentacles open beneath. Body sides smooth. Foot narrow, furrow-shaped, without prominent brim, rounded in front and with a simple anterior lip. Colour fulvous brown. Dimensions : Length 6.5 mm, breadth 1.5 mm, height 2 mm. Locality : Gilbert Islands, Aranuka, lagune, 1 sp. (S. BOCK coll. 10/10 1917, Riksmuseum).

ANATOMY. — The pharynx (L. 0.6 mm) is armed with a pair of strong yellowish jaws (Fig. 24) with well developed processus masticatorius; the latter, as well as the whole masticatory margin, bears crowded rows of small denticulations.

The small radula (Fig. 25) consists of a large number of series (at least 50), each with a median tooth and 6 lateral teeth. The median tooth is broadly triangular with both margins denticulated, the denticles are dense and diminish in size towards the apex of the cups, only a short tip of this is smooth. The first lateral recalls the half of the median tooth and is similarly denticulated in its outer margin. The 5 remaining laterals are smooth, with a short and



Aranucus bifidus.

FIG. 22. — *a*, from the right; *b*, from the back; *c*, from beneath (foremost half). × 15.
FIG. 23. — Left rhinophore club. *a*, from left side; *b*, from front. × 75.
FIG. 24. — Jaws from front side. × 80.
FIG. 25. — Radula, median tooth and all 6 laterals. × 750.
FIG. 26. — Section through stomach.
FIG. 27. — Genital organs.
FIG. 28. — Central nervous system.

narrow slightly curved cusp and an elongate broad basal plate, which becomes shorter in the utmost teeth.

The salivary glands are compact and of a triangular shape.

Behind the short oesophagus is a simple sac-shaped stomach, which, in the specimen examined, was much contorted and displaced on account of the much swollen mucus gland. The walls of the stomach were folded into a small number of large cuticularized lamellae much intruding and forming a sort of rudimentary plates.

The dorsal surface of the stomach is covered by the anterior liver, which forms a single mass though debouching by means of two ducts at the right and the left sides of the stomach. From this liver portion a diverticulum sets out on each side to the first pair of cerata, into which they penetrate shortly.

From the posterior wall of the stomach a narrow intestine issues which runs in a slight curve to the right-sided anus. The inside of the intestine has no armature. To the left of the pylorus the posterior liver duct (from the posterior liver portion) debouches. This liver mass is simply conical and compact and sends no diverticula to the cerata. It is completely covered all round by the hermaphrodite gland.

In the hermaphrodite gland riping eggs were seen in the superficial follicles and bunches of spermatids in the deeper layers. A thin hermaphrodite duct runs beneath the intestine to the right side of the stomach, where the distal genital organs are lodged. Here the duct widens (Fig, 27*f*) to a bladder-like ampulla which, on one hand, communicates with the mucus and albumen glands (*m*), on the other hand gives off the short and slightly winding vas deferens; its starting point lies very close to these glands. The vas deferens widens to a saucer-shaped penis (*p*), which ends in a semi-spherical glans without armature; in its pore, however, a small circlet of cuticular tufts was projecting, probably transformed vasal ciliae and perhaps representing a rudimentary armature.

The oviduct is furnished with an ovoid bursa copulatrix (*b.c.*) about equal to the ampulla in size and with a very short stalk.

Behind the intestine the heart appears superficially just below the cutis and to the right of it the initial portion of the kidney like an ovate sac with folded walls. The outer opening of the kidney is at the right body side somewhat above and in front of the anus.

In the central nervous system (Fig. 28) are to be remarked the sessile eyes recalling the conditions in the Eolidacea. Further, the four ganglia are rather concentrated, the pleural ganglia fused intimately with the cerebral, and the pedal ones being separated from each other only for a distance equal to the length of the cerebral ganglia. Traces of several statoliths were found in the statocysts.

RELATIONS. — That the genus *Aranucus* has its systematical position in the next vicinity of the Duvauceliidae is evident from the lateral site of the anus, the

persistent margin of the back, the hermaphrodite gland superficially spread on the posterior liver, the shape of the rhinophore club, as well as the presence of velar tentacles. The new genus cannot be included in the same family because of the differences in cerata, liver and radula. The radula of Duvauceliidae is in the rule specialized as to the shape of the median teeth. In *Aranucus* the central tooth is unspecialized and similar to that of many genera of primitive nudibranchs, but a reduction of laterals has taken place. The radula has a great resemblance to that of *Bornella* or especially *Pseudobornella,* but this is probably merely an occasion phenomenon owing to little differentiation of the primitive type and reduction of laterals in both cases. Any close relation of *Aranucus* to Bornellidae is excluded because there are no gills on its cerata. In its nervous system *Aranucus* occupies a position between Duvauceliidae with their very long pedal commissure and other genera (e. g. *Bornella, Hancockia, Melibe*), with a short one. The genital organs are similar to those of Duvauceliidae in the lack of a prostata; the vas deferens, however, does not emerge from the albumen gland far from the hermaphrodite duct, but so closely to both, that a separation from the gland has just begun; in *Bornella, Hancockia,* etc., this separation has proceeded further. As to the liver, we have already spoken of the systematical facts indicated by its formation.

Fam. LOMANOTIDAE

Established on the single genus *Lomanotus* this family is quite distinct and well marked by external as well as internal characters. Unfortunately our knowledge of the anatomy and inner distinctions of the species is very limited and briefly treated only by ALDER & HANCOCK, BERGH, TRINCHESE and ELIOT, and with no much holds for comparison. ALDER & HANCOCK have not been able to state with certainty fundamental conditions in liver and stomach, which were imperfectly made out and in part delineated by conjecture in their figure of *L. marmoratus*. In the preceding pages I have given some particulars on *L. genei*, and these seem to be so essentially different from corresponding characters of *L. marmoratus* that the two appear quite distinct. ELIOT (1910) supposes, however, that the latter species may be a young of the former one, and thinks this to be possible for *L. flavidus*, too. Till more observations have been made we must hold this alternative probable. ELIOT (1908) also thinks that the small *L. vermiformis* is

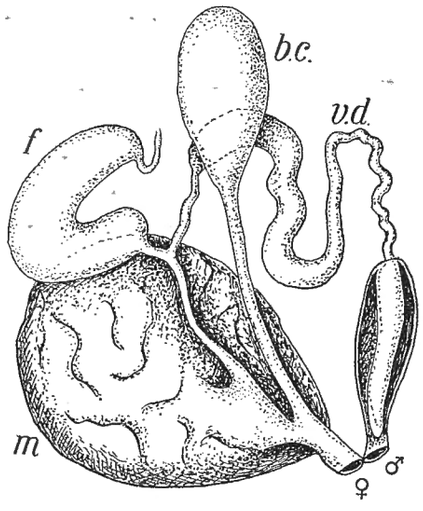


FIG. 29.
Lomanotus genei. Genital organs.

only a young form of a Mediterranean species that has, in recent time, invaded the Red Sea; but its characters seem to be distinct. I give a synopsis of the species as far as we know their characters, basing chiefly on ELIOT 1910, and only remark that the characters of the genus *Lomanotus* coincide with those of the family.

For the distal genital organs I examined *Lomanotus genei*. They differ essentially from those of Duvaucèliidae in the bipartition of the ducts far before the glands. Vas deferens has a prostatic portion proximally, about as extended as the muscular distal part. Penis cylindro-conic. An elongate uterus leads to the albumen and mucus glands, and the short vagina bears a well-developed elongate bursa copulatrix with a long stalk.

Lomanotus Vérany 1844.

(= Eumenis Alder & Hancock 1845).

I. Anterior foot corners prolonged into tentaculiform processes. Oral veil with 4 digitations.

A. Back margin wavy.

1. Colour yellowish white suffused with brown, without white dots, or crimson with white spots. Papillae, about 30-32, in 8 undulations, 4 upwards and 4 downwards (largest papillae in each centre). Rhinophore sheaths with 5 processes. Radula 32 × 36.0.36 to 42 × 58.0.58; teeth with 4-10 denticles on each side of the cusp. Gonad encircling the posterior liver portion, which sends thick, little branching lobes to each inward undulation of the margin; anterior left liver and right liver fused. L. up to over 40 mm. ... ... *L. genei* VÉRANY 1846 (= *L. portlandicus* THOMPSON 1860; ? *L. hancocki* NORMAN 1877; *L. eisigi* TRINCHESE 1883; *L. varians* GARSTANG 1889).

2. Colour yellowish white with shades of brown and olive and quite small sandy spots; back lighter in centre; tips of cerata whitish, hepatic diverticula within them yellowish brown. Papillae about 22 in 4 indistinct undulations. Rhinophore sheaths with 4-5 processes or none. Radula 20 × 8-10.0.8-10; teeth with 12 denticles on each side of the cusp. Gonad above the posterior liver portion, which sends highly branching lobes to the back margin and into the papillae; anterior liver parts distinct? L. 17 mm. *L. mamoratus* ALDER & HANCOCK 1845 [*Eumenis*].

B. Back margin plain. Papillae, 3 large and about 20 small ones on each side, in a simple, not wavy row, white-tipped encircled with fulvous. Velum with 4 tubercular points. L. 6 mm. *L. flavidus* ALDER & HANCOCK 1846 [*Eumenis*].

II. Anterior foot corners rounded. Oral veil with 2 long processes. Rhinophore sheaths with 2-4 processes. Back margin plain, not wavy. Papillae concave, spoon-shaped, more than 20 on either side. Colour black with specks of white in two bands along the sides of the back; papillae translucent with white tips. Rhinophores brown or brown-spotted. Radula 17 × 9.0.9; teeth irregularly denticulated on both sides. L. 10 mm. ... ... *L. vermiformis* ELIOT 1908.

Fam. SCYLLAEIDAE

To this very characteristic family, for a long time comprising the single genus *Scyllaea*, a new genus was added by ELIOT when he established his remarkable *Crosslandia* in 1902; the genus *Nerea* LESSON 1830 is evidently identic with *Scyllaea*. A third very distinct genus of this family, *Notobryon*, will be described below; it is very characteristic in its radula with a broad naked rhachis. The three genera are related according to the synopsis given below.

As a general remark on these three genera may be said that they have all a liver divided into 2 or 3 globular masses which are quite smooth at their surface and do not branch. In the literature we meet with the statement that in *Scyllaea* liver branches are extended into the dorsal lobes, but this is not the case. What has been interpreted as liver branches are only the fine ramifications of

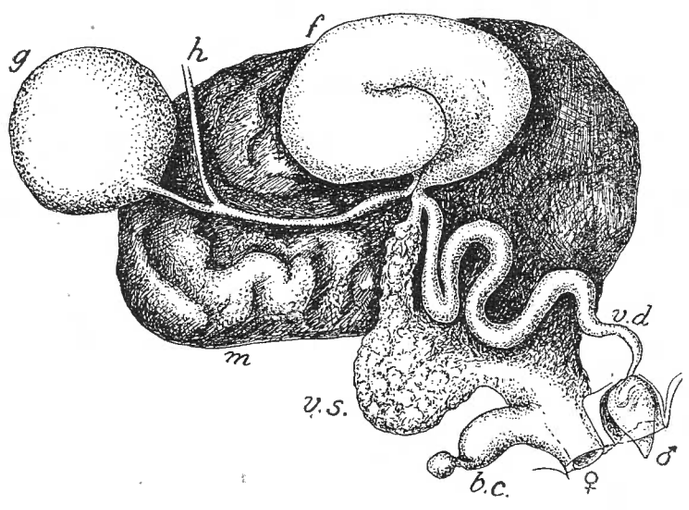


FIG. 30. — *Scyllaea pelagica*. Genital organs.

the kidney which spread among all the internal organs, gonads, liver, stomach, mucus gland, etc. They do not even enter the liver masses but end blindly on their external surface. ALDER & HANCOCK thought these canals to belong to the liver system and gave them this explanation in their figure, as mentioned above; and their real nature seems to have been unknown until present.

The kidney forms in *Scyllaea* as well as in *Notobryon* (fig. 31) a narrow tubular chamber with a lot of lateral ramifications in the shape of narrower canals giving off new branches which finally end blindly. In *Notobryon* the main urinary chamber extends on the upper side of the posterior liver and forms, behind its end, a large elongate conic vesicula. I have not seen a similar vesicula in *Scyllaea* where the kidney, in the posterior end of the body, terminates with branching canals like those in other parts of the body. In *Crosslandia* the liver

seems to share the unbranched shape of *Scyllaea*, and even here the kidney has a similar structure.

A genus character seems to be forwarded by the genital organs in fam. Scyllaeidae. In *Crosslandia* (cf. ELIOT 1902, text-fig. 4), the bursa copulatrix has an elongate stalk, and this is the case in *Notobryon*, too (cf. Fig. 31). In *Scyllaea*, however, the bursa has a peculiar shape (Fig. 30 *b.c.*). Its stalk is very broad and short distally, but in the fundus of this portion a narrow canal appears leading into a small vesicula, the pear-shaped bursa proper. It is evident that this organ is reduced. The oviduct, at the same time, has developed a dilatation (*v. s.*), still with muscular walls but, as it seems, with thinner parts as blisters in them. Thus we find in *Scyllaea* an interesting analogon or perhaps rudiment to the aberrant structure in *Dendronotus*.

Scyllaea is the single genus with more than one species, since ELIOT himself has withdrawn his second species of *Crosslandia* to be a mere colour variety of the first described typical *C. viridis*. We are able to discriminate three distinct species of *Scyllaea*, most of the names already given being merely synonymes of *Sc. pelagica*, the type species. Descriptions of colour of living specimens given by VERRILL (1878) and BARNARD (1927) prove that *S. edwardsi* of the first-mentioned author is the same as *Sc. pelagica*, and that the colour is quite alike on the coast of Maine and at the Cape. I here quote VERRILL's description of the colour, the most adequate one existing (1878, p. 21) : « Colour rich brownish yellow or orange, irregularly more or less spotted with deeper orange-brown blotches, and with opaque white specks, blotches and streaks. A band of deep yellowish brown runs along each side of the back interrupted by the dorsal lobes, and extending up their outer edges; edges of the dorsal lobes, tentacular sheaths and caudal lobe flake-white, which colour also borders the brown band. Along each side of the body, is a row of six or seven small, round, iridescent, purplish blue spots, and some smaller ones occur on the middle of the back. Anterior surface of tentacular sheath iridescent bluish. Along the sides is a row of small white papillae, and similar ones extend along the white line of the back. Tentacles orange, the plications edged with orange-brown, the tips white. »

For the discrimination of the species of *Scyllaea* the colour is not sufficient, though it was certainly the base of establishing new species, such as *Sc. viridis* ALDER & HANCOCK and *Sc. marmorata* A. & H., the type of which was reexamined, also anatomically, by ELIOT (1906 *d*). *Sc. viridis* of THIELE 1925, which I have examined for anatomy, proved, however, to be *Sc. pelagica*. The anatomy of *Sc. viridis* is thus unknown (even radula). The anatomy of *Scyllaea pelagica* has been described repeatedly by BERGH. The specific distinctions have been discussed briefly by ELIOT (1906 *d*); he remarks (p. 675) that the radula teeth are flat and bear only few denticles in *Sc. pelagica* and *marmorata*, but in *Sc. elegantula* and *bicolor* are erect and have more numerous denticles. I use in the synopsis also the number of gonads, which seems to be constant, and the number of liver masses, as classificatory marks.

SYNOPSIS OF GENERA OF SCYLLAEIDAE

I. Radula with median tooth. Body sides with a row of small sparse papillae. Penis conical.

A. One pair of dorsal lobes with a broad base. Anus lateral beneath the right lobe. Radula with the formula 30.1.30; a few denticles on all teeth. Liver in 2 compact masses (one anterior and one posterior). Rhinophores without elevated process, only with a weak margin behind, connected with the back margin... ... ... *Crosslandia* ELIOT 1902.

B. Two pairs of well separated dorsal lobes. Anus latero-dorsal between the lobes. Liver consisting of 2 or 3 compact masses (right, left anterior, and posterior, the two former united or not). Rhinophore sheaths with an elevated posterior crest. Bursa copulatrix reduced in size, but with widened stalk. *Scyllaea* LINNÉ 1758.

II. Radula without median tooth, rhachis naked, broad. Liver in 3 compact masses (right, left anterior, and posterior). Body sides smooth. Penis short, conical with flattened edge-shaped end bearing a small projecting lobe. Two pairs of dorsal lobes with long bases. Anus marginal between the right lobes. Rhinophores with an elevated posterior crest ... ... *Notobryon* n. gen.

SYNOPSIS OF SPECIES

CROSSLANDIA ELIOT 1902

Colour grass-green or Fucus-brown; a few sandy projections and coralline purple spots on sides; a brown marginal line on tail, body margin, rhinophores and velum. Lobes simple in adult specimens, bilobed and indented in young ones; a caudal crest in young specimens. Radula about 20 × 20-30.1.20-30. L. 38-50 mm; ... ... *C. viridis* ELIOT 1902 (=*fusca* ELIOT 1902, 1908) (=*C. orientalis* THIELE 1925).

SCYLLAEA LINNÉ 1758 (NEREA LESSON 1830)

I. Radula broad (at least 20 laterals on each side). Inner surface of the lobes and back surface with numerous gill tufts. Gonads 3-4 or 2.

A. 3-4 gonads; liver in 2-3 isolated masses. Stomachal plates 15-26. Colour brownish (or greenish; BASEDOW & HEDLEY 1905), with green or bluish spots on the side. Radula 16-24 × 24-54.1.24-54; median and lateral teeth with 3-5 (6) denticles on each side. L. up to 60 mm. (BARNARD 1927) ... ... *Sc. pelagica* LINNÉ 1758 (*Sc. ghomfodensis* FORSKÅL 1775, *Sc. quoyi* and *hookeri* GRAY 1850, *Sc. edwardsi* VERRILL 1878; *Sc. pel.* var. *marginata*, *sinensis*, *orientalis* BERGH 1875, ?*Sc. lamyi* VAYSSIÈRE 1917).

B. 2 gonads. Stomachal plates 12. Colour brown marbled with yellow, with a row of yellow tubercles on each side of the body; branchiae whitish. Radula 16 × 27.1.27; median tooth with 4 denticles on each side; external laterals with 6 longish denticles on each side. L. 36 mm. ... ... *Sc. marmorata* ALDER & HANCOCK 1864 (=*Sc. pelagica* of FARRAN 1905).

C. Body slender, neck and tail much extended and longer than interjacent body part; rhinophorial crest short. Colour grass green with a few pale tubercles. Radula unknown. L. 25 mm. ... ... *Sc. viridis* ALDER & HANCOCK 1864.

II. Radula narrow (16-17 laterals on each side). Inside of the lobes with a few gill tufts. Gonads 2.

A. Liver in 2 masses. Insides of the lobes with 3-4 larger and 1-2 smaller gill tufts; 3-4 small tufts in a row at each side of the dorsal crest. Radula 18 × 16.1.16; median tooth with a short cusp and 4-6 lateral denticles; external marginals with more numerous denticles, those of external margin coarser and fewer than of the inner. One gonad to the left of anterior liver, one behind posterior liver. L. 14 mm. Stomachal plates of alternating size. Colour (in alc.) yellowish white ... ... *Sc. elegantula* BERGH 1875.

B. Liver in 3 isolated lobes. On each lobe 2 anterior and 2 posterior gill tufts and none elsewhere on back. Radula 24 × 16-17.1.16-17; median tooth with 4-5 denticles; external laterals with 5-7 denticles in inner margin and 4-5 coarser externally. Body dark olive green, sole and mouth pinkish yellow; rhinophore sheaths and lobes bordered with yellow. L. 16-35 mm. (ELIOT 1913). Stomachal plates of uniform size ... *Sc. bicolor* BERGH 1880.

SPURIOUS SPECIES

Scyllaea fulva QUOY & GAIMARD 1824; *Scyllaea (Nerea) punctata* LESSON 1830.

DIAGNOSIS OF **NOTOBRYON** N. GEN.

Body compressed bearing a low keel behind and 2 broadly triangular lobes, nearly contiguous at their bases, on back sides, with a single series of gill tufts on their upper surface. Rhinophores elevated, back margin running up as a continuous low crest, clubs laminated by several leaflets. Anus marginal between the two right lobes. Nephroproct just inside anus. Radula with broad naked rhachis, 14 × 22-24.0.22-24, inner laterals with short cusp, denticulated in inner margin, outer marginals with gradually stronger denticulation in outer margin; each tooth with a transversal process fitting into an excavation of its neighbour. Jaws with smooth margins. Salivary glands broadly triangular, flocculent. Stomach with a pyloric girdle of 8 thick plates. Liver in 3 globular masses, without ramifications. Gonads 2, globular, duct without ampulla, dividing into vas deferens and uterus which debouches into glandular mass; vagina with an elongate bursa copulatrix; no prostata; penis short conical with a flattened edge ending in 2 short cusps.

Notobryon wardi n. sp.

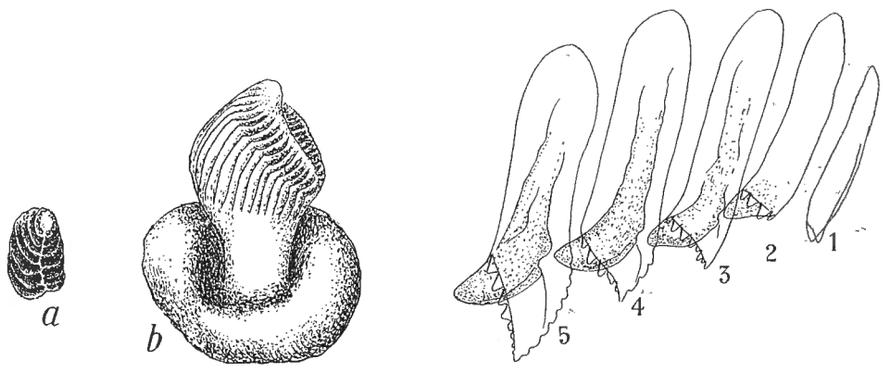
(Plate, figs. 1-3.)

Body slender, semitransparent, elevated, broad in front, much compressed in posterior third, with a dorsal crest slightly surpassing the level of the back. Inner surface of each lobe beset with a series of 4-8 gills, sometimes with smaller intermediate ones, on each side, about half-way to their edge. Back margin continuous forwards into a low list, with some few more elevated parts, running up and forming a marked crest on the elevated rhinophore sheaths. These with

funnel-shaped, smooth-edged opening directed forwards, and a perfoliate club with about 20 laminae and, on their frontal side, showing an angularity on each side of the rhachis (Fig. 31*b*). Head somefihat expanded round the mouth but forming no velum and bearing no processes nor tentacles. Foot a narrow furrow on the under side. Body surface quite smooth, but having the appearance as being microscopically grained by the presence of small subcutaneous glands. Colour (in alc.) whitish, here and there with traces of a light brown on lobes and gills. — Locality : Off Gatcombe Head, Port Curtis, Queensland, E. Australia, about 16 m depth, dredge (July 1929, M. WARD & W. BOARDMAN). Dimensions: Max. L. 60 mm, breadth across foremost lobes 25 mm, height 12 mm; 4 specimens (Riksmuseum).

ANATOMY. — The pharynx has a pair of horn-brown jaws (L. 4.3 mm) like those of *Scyllaea* and *Crosslandia*, thus elongate ovate, somewhat thickened along the masticatory process; this broad and with smooth margin.

The radula (Figs. 32, 33) is much aberrant from the normal one in



31. 32.

FIG. 31. — Rhinophore clubs of *Scyllaea pelagica* (*a*) and *Notobryon wardi* (*b*). × 20.
FIG. 32. — *Notobryon wardi*. Radula, the 5 innermost teeth ×240.

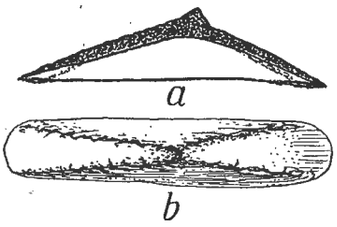
Scyllaeidae, above all because it lacks median plate. There is a broad naked rhachis, and the innermost laterals are quite vestigial showing that the whole median portion of the radula has been reduced. This part is also deeply infolded between the muscular halves of the tongue. The innermost tooth is very narrow, with a scarcely projecting cusp; the 2nd and 3rd have a denticulation of 4 and 7 denticles, respectively, in the outer margin, whereas their inner margin is smooth; in the 4th lateral also the inner margin is denticulated, and this shape of the teeth continues in the series to about the 17th or 18th tooth, at gradual increase in size of the tooth; the outer denticles increase at the same time in number, but the inner ones become indistinct; tooth 18 has 13-14 outer denticles, and the denticles of the inner margin appear as an indistinct serrulation and striation. The 2nd or (3rd) tooth from external margin is the largest one and has only external denticles (about 25); its cusp is rounded at

the inner side. A small vestigial utmost tooth with a short and smooth cusp may be present. All teeth are golden yellow. A peculiarity of the teeth is their transversal articulation within each row, mediated by a short conical process from the base which is lodged in an excavation in the next tooth. On the contrary, no articulation appears in a longitudinal direction; the basal plates of the teeth thin out forwards and do not touch the teeth of the next row.

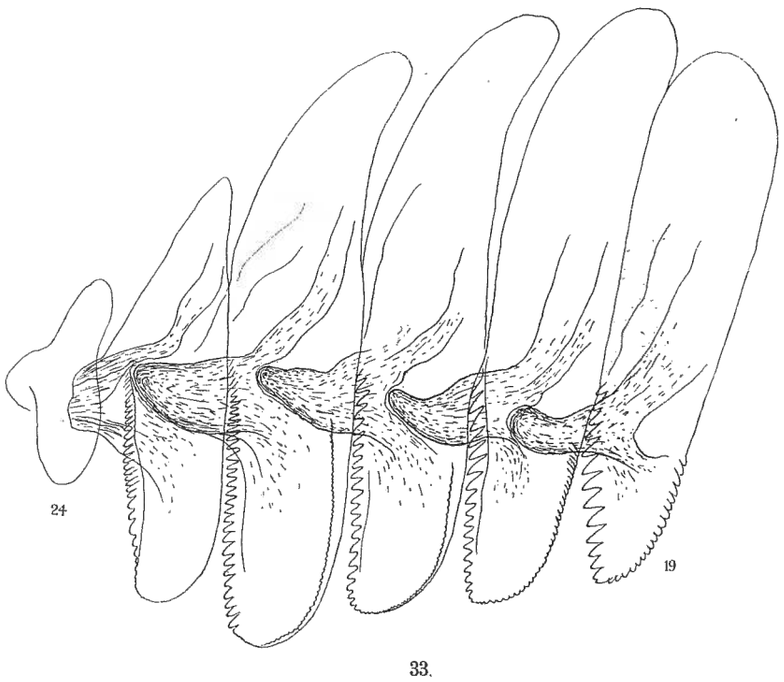
The salivary glands surround the foremost part of the very wide oesophagus as a flocculent mass of fine, branching tubuli.

In the stomach the thick folds of the walls are raised and cuticularized forming a girdle of 8 thick plate-like elevations, broadly triangular in outline with elongate, relatively broad base at the fold and a central apex of cuticula substance (reddish brown in colour); the cuticula cover is thinner downwards. The top of the cuticula does not take the shape of a plate like those of *Scyllaea*, being not a lamella but rather a sort of elongate cap with quadrangular base and four blunt keels joining in the centre and forming the tip.

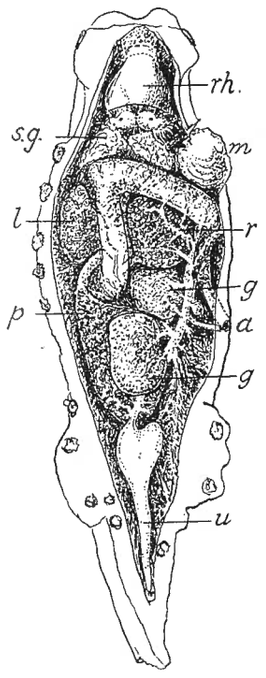
The contents of the stomach were a mass of animalic substance containing quantities of hydroid stocks.



34.



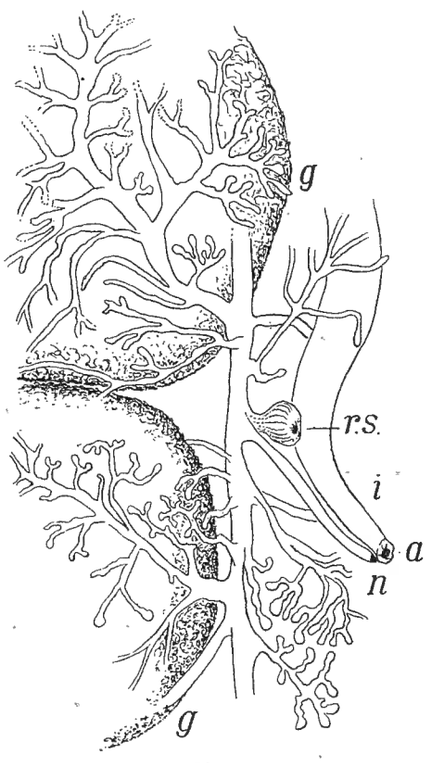
33.



35.

Notobryon wardi.

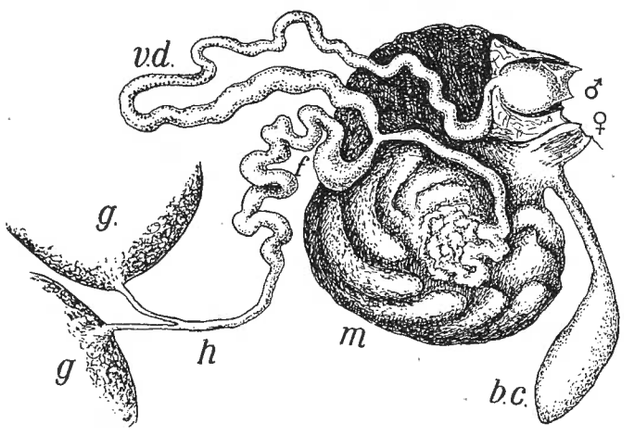
FIG. 33. — Radula. The outmost teeth. × 240.
FIG. 34. — Stomach plate. *a*, from side; *b*, from above. × 20.
FIG. 35. — Anatomy.



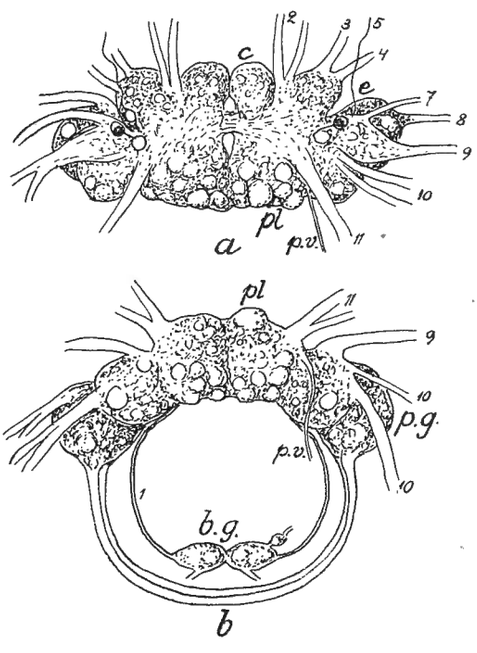
36.

On the upper side of the stomach the intestine is reflected forwards around the right liver (Fig. 35), and then it passes downwards and upwards again to the anus. The foremost half of the intestine has its inner wall faintly folded, a ventral fold, much larger than the others, extends to the end of the transversal part of the intestine. The liver is already described.

The heart lies behind the right liver, somewhat to the right of the median line of the body. In the ventral side of the pericardium appears the renal syrinx, which leads into the tubular renal chamber (Fig. 36). This is branched all over and between the inner organs as a fine mesh-work covering them from salivary glands and stomach in front to liver and



37.



38

Notobryon wardi.

FIG. 36. — Central part of nephridium.
FIG. 37. — Genital organs.
FIG. 38. — Central nervous system. *a*, from above; *b*, from behind.

gonads behind. In the posterior end of the body a spacious urinary sac is lodged having an elongated coecum extended to the end of the body cavity.

The genital organs are already described. They exhibit (Fig. 37) two gonads lying on the upper side of the posterior liver mass. There is no ampulla (or this is only indicated as a widening of the duct) and no prostata, the vas deferens emerges far before the duct debouches into the glandular mass. The penis is singular in its short conical shape with its external margin compressed into an edge ending in a triangular lobe on the hind side of the glans.

In the central nervous system (Fig. 38) are the ganglia, compared with that of *Scyllaea*, much more distinct and separated in *Notobryon*, which agrees in this case with *Crosslandia* (ELIOT 1902, p. 67); the pedal ganglia in the last-named genus seem to concord with those of *Scyllaea* (« being ventral to the œsophagus »), but in *Notobryon* they lie much farther from each other, the pedal commissure being rather wide. There are very short optic nerves.

Fam. HANCOCKIIDAE

The genus *Hancockia* GOSSE (= *Govia* TRINCHESE) was first placed, by BERGH 1892, in the family Dotonidae. ELIOT (1910) included it in the fam. Lomanotidae, and MAC FARLAND (1923) created for it a separate family. This distinction, no doubt, is the better systematical arrangement on account of the peculiar organization in many respects pointed out by MAC FARLAND in his excellent work on this genus. *Hancockia* seems to have originated from a stem common to Duvauceliidae and Lomanotidae; its rhinophorial club recalls the former, and its cerata have an appearance recalling the undulating back margin of *Lomanotus*. As ELIOT remarks (1910), this papillation, the lamination of the rhinophorial club (which is vertical in *Hancockia* and rather oblique in *Lomanotus*) and the processes of the oral veil are characters approaching the genus to *Lomanotus* rather than to *Doto*. Only in the racemose liver ramification is concordance with *Doto*, but liver diverticula enter the rhinophores as in *Lomanotus*, in contradistinction to *Doto*.

One of the most peculiar organs of *Hancockia* is a median ptyaline gland described by both TRINCHESE and MAC FARLAND, much elongated (to about the end of the body cavity) and debouching in the bottom of the mouth together with the lateral ptyaline glands, which enter the rhinophores.

After MAC FARLAND, who has given a good description of this genus, we repeat its characteristics here : Animal elongate, foot narrow, linear, truncate in front, tapering to a short medially notched tail behind. Velum divided into a pair of palmate lateral processes. Rhinophores with vertically laminate clavus; sheath campanulate above round the club and here with fine ridges ending in small marginal denticulations. Back margin with a series (4-7) of

cerata, the foremost opposite to each other, the following alternating; each appearing as an outwardly turned stalked disc with digitate margin. Cerata and rhinophores with cnidocysts. Liver entirely cladohepatic, racemose, with 2 anterior and a posterior chief hepatic duct in body and liver mass in the distal ramifications. Lips with chitinous rodlets. Jaws with denticulate masticatory margin and process. Radula 1.1.1.; median tooth denticulate, laterals very broad, smooth. Salivary glands, ptyaline glands and a median much elongated ptyaline gland present. Hermaphrodite gland composed by numerous lobules lying above the liver duct, in the posterior body half. Penis conical, unarmed. Central nervous system highly concentrated; pedal commissure very short, optic nerves distinct, very short.

In order to judge if the characters of the genital organs of *Hancockia* as described by MAC FARLAND hold good of the genus as a whole, I examined *H. uncinata* from the Mediterranean (1) and found here conditions quite different from those of *H. californica*, as already mentioned above, inasmuch as a typical bursa copulatrix is present and no secondary vesicula seminalis, whereas the contrary is the case in *H. californica*. These characters thus are not of generic range.

O'DONOGHUE constituted (1932) a genus *Iduliana* which he referred to fam. Dotonidae (=Iduliidae) but which, according to his description and his figure of the radula teeth of its type (*I. papillata*) is no doubt identical with *Hancockia*. The new species, which measures only 4 mm in length, comes from the Gulf of Manaar. O'DONOGHUE remarks that it cannot well be included in *Hancockia*, « because the lateral teeth are entirely different, the rhinophores are not provided with lamellae, and the swelling tubes and papillae on the dorsum are not found in that genus ». It is regrettable that no figure of the unusual habitus and back structure has been given, but in the radula, according to the figure, the laterals are quite like those described and figured by MAC FARLAND (1923) in *Hancockia californica*. I therefore place it in this genus as a good new species, though the description of O'DONOGHUE leaves one in doubt about the true nature of the papillation, the back « swelling » and « tube-like ridge », which may well be caused by contortion at preservation. The « papillation » is a mystical character and the whole description in some respects unclear.

M^me^ PRUVOT-FOL (1931) has had a good lot of specimens for examination at Banyuls and was able to decide that the European forms of *Hancockia* (described as *Doto uncinata* HESSE, *Hancockia eudactylota* GOSSE and *Govia rubra* and *viridis* TRINCHESE) are one single species, which, accordingly, should be named *Han-*

(1) One specimen, L. 10 mm. (in alc.) from St. Agata, Messina, 6-10 m., brown algae (BOVALLIUS 5/2, 1891) and one, L. 8 mm. in alc., 13 mm. living, from Rovigno in Istrien, brown algae (N. ODHNER 23/3, 1913; cf. ODHNER 1914), both in Riksmuseum.

cockia uncinata. This is, however, specifically well distinct from the Californian species, *H. californica* MAC FARLAND. The genus thus contains presently only three species which differ from each other chiefly in the following respects:

Hancockia Gosse 1877.

(**Govia** Trinchese 1885; **Iduliana** O'Donoghue 1932).

I. Velar processes on each side 4, short, subequal. Colour greenish or reddish, dotted with white, seldom with bluish. Radula with 31-34 rows, median tooth with the lateral denticles (4 on each side) as large as the median cusp; lateral teeth with straight posterior margin and simple antero-interior corners. L. 7-13 mm. ... ... *H. uncinata* HESSE 1872 [*Doto*] (=*H. eudactylota* GOSSE 1877, *Govia rubra* and *viridis* TRINCHESE 1885).

II. Velar processes at least 6 on each side, of varying size. Colour reddish brown; tubercles of cerata and of rhinophores opaque white, often white spots along body sides. Radula with 50-62 rows; median tooth having its cusp stronger than the 3-5 denticles on each side of it; laterals with concave, in the middle bluntly projecting posterior margin ond antero-interior corner bidentate. L. 21 mm. ... *H. californica* MAC FARLAND 1923.

III. Velar processes 6 on each side, digitiform. Colour dirty gray (in alcohol), no colour patterns. Radula with 51 rows, teeth similar to those of *H. californica* in size and shape, but laterals with small inner corners. Back with « an almost hemispherical vesicular swelling » sending a « tube-like ridge » backwards to the end and giving off lateral tubes to the cerata. In front of the swelling « two small pointed papillae, and a line of papillae 10-12 in number come off from the median ridge » (O'DONOGHUE). Cerata 7 on each side each with 8-9 knobs. L. 4 mm., width 12.5 mm. (preserved) ... ... *H. papillata* O'DONOGHUE 1932 [*Iduliana*].

Fam. DENDRONOTIDAE

Dendronotus Alder & Hancock 1845.

Since the genus *Campaspe* BERGH 1863, to which BERGH referred two species established by himself, cannot be separated from *Dendronotus* and is based on juvenile specimens of *D. frondosus* (cf. below), the family includes as single member the genus *Dendronotus*.

As I have remarked in a paper of 1926 (Nudibranchs and Lamellariids from the Trondhjem Fjord), the mandibulae and the radula are very variable in shape and dentition in this genus and thus not apt as base of the classification or description of the species of *Dendronotus*. The organization of the liver system is also subject of variation, inasmuch as the liver branches penetrate into the cerata in some individuals but do not in others (cf. ELIOT 1910). In specimens of *D. frondosus* from the Swedish West coast I have only seen the state represented in fig. 3, where the liver diverticula end at the base of the papillae, but in *D. iris* (=*giganteus*) from Nanaimo, British Columbia, the diverticula were found to

be attenuated as far as into the fine branches of the cerata, quite as ALDER and HANCOCK (1855, fig. 2, Fam. 3, pl. 2) draw their terminations.

The vestigial bursa copulatrix which was mentioned in the first chapter and which has not been noted previously in *Dendronotus*, is a generic character and

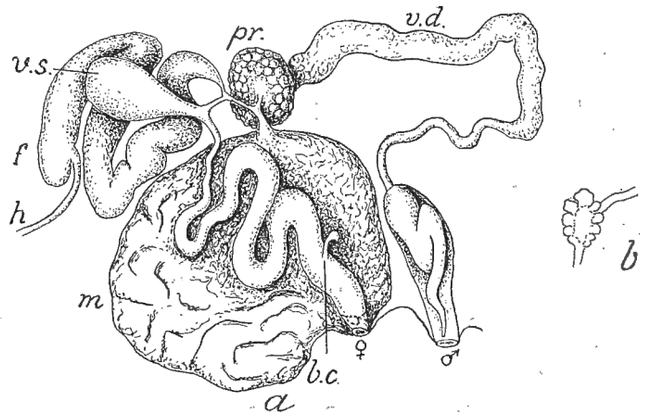
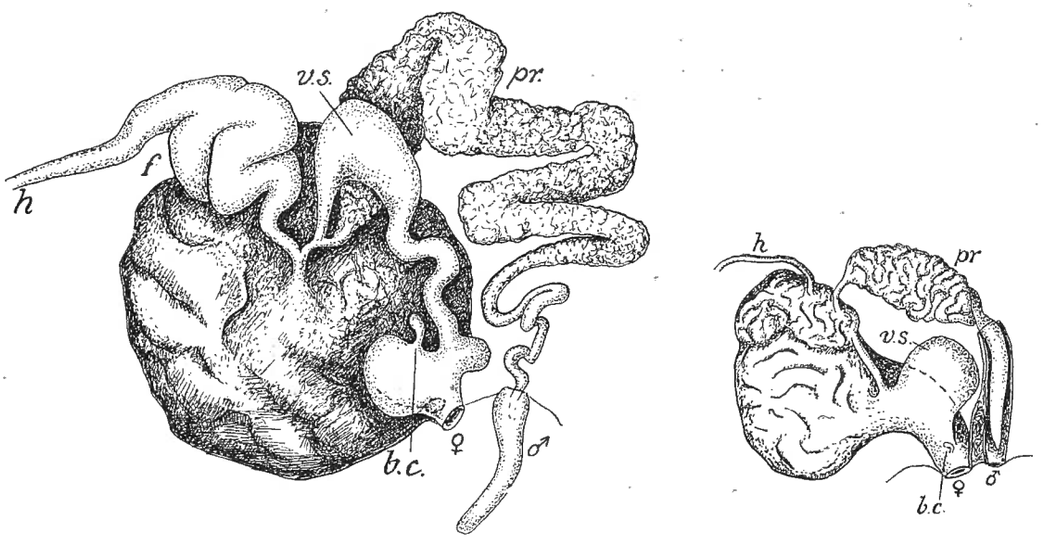


FIG. 39. — *Dendronotus*. Genital organs. *a*, of *D. frondosus*; *b*, prostata of *D. robustus*.



Dendronotus iris (=*giganteus*).

FIG. 40. — Genital organs.

FIG. 41. — Genital organs of young specimen.

not fit for discriminating the species. I have found it in *D. frondosus* from the Swedish coast (Fig. 39), in the same species from West Greenland (Baffin Bay), in *D. robustus* from the Gullmar Fjord, W. Sweden, and in *D. iris* (=*giganteus*) from British Columbia. At least two specimens were examined from each loca-

lity. In all cases the distal bursa showed the same position, and it seemed to be smallest in *D. frondosus*. As to the proximal vesicula seminalis, this existed in two shapes, but always with very thin walls, either as a swelling of the real apical end of the vagina, thus with the afferent canal debouching basally close at the side of the vaginal opening (a type present in *D. frondosus* and *D. robustus*, cf. fig. 39), or as a subapical dilatation of the vagina (*D. iris*) the afferent duct debouching into the opposite end of the vesicula (Fig. 40). A small specimen (about 30 mm) of *D. iris* (Fig. 41) not yet adult, proved that this vesicula originates as a large sac in the proximal end of the vagina, which was still rather short and bore, distally, a distinct though very small bursa copulatrix. In its proximal end the vagina narrowed again and was connected to the ampulla by means of a fine canal; on the other hand the vagina was in open communication with the mucus gland, from which it had not yet separated. The same condition, or the diaulic type of genital ducts, in the sense of ELIOT, was seen in a small specimen of *D. frondosus* from the Swedish coast. The ampulla, in the small *D.* iris, formed an intricate glomerus of the canal and gave off a side duct, vas deferens, which took its beginning in a likewise intricate prostata, the distal end of which showed the loose windings of the becoming muscular part of the vas. These observations place beyond every doubt that the proximal vesicula is a secondary formation of the vagina and that its existence makes superfluous the bursa, which therefore remains a rudiment even in the adult animal, though in *D. iris* it attains a trifle greater size than in the other species.

If the bursa copulatrix does not offer any specific distinctions, the vesicula, on the contrary, seems to do to some extent, but in still higher degree this is done by the prostata gland, which has a very different appearance in the different species. In *D. frondosus* it is a circular disc composed of numerous scattered vesiculae (Fig. 39*a*), in many circles; in *D. robustus* there is merely a single ring of vesicles in the prostata (Fig. 39*b*) (young specimens of *D. frondosus* hold an intermediate position with a few rings), and in *D. iris* the prostata is much elongated into a glandular thickened part of the vas deferens with vesiculose walls (Fig. 40). Thus we find in the prostata a good mark for characterizing the species, so that, when BERGH describes the prostata of *Campaspe major* as similar to that « in dem typischen Dendronotus » (1885, p. 24) we have a sufficient proof of their identity.

Further characters apt for taxonomy are to be found chiefly in the papillation of the frontal margin and the rhinophore sheaths. But the colouration, too, seems to offer, at least in some cases, useful marks. Thus O'DONOGHUE (1921), who has ventured to describe two new species of this genus so difficult in a taxonomic respect, remarks about the colour of his *D. giganteus* (1921), which he constitutes as a new species without, however, to take into consideration the previously known forms from the same coast of W. America, that its colour varies highly becoming in the cerata, « browner as they branch until

finally most of the tips are quite opaque, either a deep brown black or pale chrome yellow » and « around the edge of the foot is a narrow line of opaque white which starts at the edge of the veil ». This characteristic colour enables us to identify *D. giganteus* of O'DONOGHUE with the earlier described *D. iris* COOPER 1863, the diagnosis of which, together with the original remarks, I quote here in extenso in order to prove the correctness of this identification : « Pale purple, varying to orange red, foot narrowly edged with white, tentacles with white tips and a subterminal orange ring, branchial processes purple, the smaller ones sometimes olive near the base. Length of largest specimens 3, breadth 0.50 inch. Several found on the beach at Santa Barbara, May 5th, having been washed ashore by an unusually heavy sea, occurring at a very low stage of the tide. One, also, dredged on seaweed, from a depth of 28 fathoms, two miles off shore. This species seems more variable in colour than the other nudibranchiata of this coast, but I saw no reason for considering them of more than one species. Those washed ashore being somewhat injured although still alive, I made no drawing of them, and the more perfect one dredged was too small for this purpose. In the « Mollusca and Shells », of the U. S. Exploring Expedition under Commodore WILKES, Dr. GOULD mentions a species of *Dendronotus* collected at Puget Sound but does not name it or give any clue to its characters, except that the *branchiae* have white tips, unlike our specimens. It is very probable, however, that it belongs to the same species, as so many of the Mollusca of this coast have an equally wide range. »

Since *D. iris* (=*giganteus*) has never been figured, I reproduce a photograph of one specimen captured by Dr. MORTENSEN at Nanaimo, British Columbia, the type locality of *D. giganteus* (Plate, fig. 9).

D. rufus described by O'DONOGHUE (1921), on the other hand, has a colour which makes it a probable synonyme of *D. frondosus*, from which it cannot be separated (according to the description) in external characters. As a colour variety of the latter species we have certainly to regard also *D. lacteus* THOMPSON 1840, rported also by BECHER (1886) from Jan Mayen, just as are *D. luteolus* LAFONT 1871, *D. purpureus* BERGH 1879 and var. *aurantiaca* FRIELE 1879.

D. dalli BERGH 1879, on the contrary, was distinguished on its radula characters, but as I have shown in 1926 (Nudibr. fr. Trondhjems Fj.), these are too variable to serve as specific distinctions, and *D. dalli* cannot be maintained as separated from *D. frondosus*, and the same conclusion is valid for *D. lacteus* which BECHER thinks distinct on account of its radula; for particulars I refer to ELIOT (1910 and ODHNER 1926*a*). *D. elegans* VERRILL 1880 was established also chiefly on the radula characters (teeth 10.1.10; median tooth smooth), and is to be reduced to a synonyme of *D. frondosus*.

As a synonyme of *Dendronotus* I consider also the genus *Campaspe* BERGH 1863; *C. pusilla* BERGH 1863 and *C. major* BERGH 1886 are probably merely young specimens of *Dendronotus frondosus*.

With respect to these facts we may discriminate only 3 species of *Dendronotus* as valid, and these may be tabulated as follows.

I. Velum obsolete; velar processes about 3-4, largest towards the median line of the body, smaller laterally.

A. Rhinophore sheath round in section, without posterior crest, or bearing at most some small verrucae behind. Margin of rhinophore sheaths with about 5 subequal dendriform processes. Colour uniformly white, orange or red-brown, or marbled in these colours and with red and white spots. Prostata discoid, with several concentric series of vesiculae. Radula about 40 × 9-15.1.9-15. L. up to 75 mm. (ODHNER 1926) ... ... *D. frondosus* ASCANIUS 1774 [*Amphitrite*] (= *Doris arborescens* MÜLLER 1776; *Dendronotus dalli* and *purpurascens* BERGH 1879, *D. elegans* VERRILL 1880).

B. Rhinophore sheath with a posterior crest bearing a series of 3-5 small dendriform processes. Margin of rhinophore sheaths with 4-5 ramified processes. Colour purple, branchiae darker, foot edge with a line of opaque white. Prostata elongate, forming part of the vas deferens. Radula 35-40 × 6-12.1.6-12, median tooth projecting, with 11-13 denticles on each side, laterals smooth. L. up to 140 mm. (O'DONOGHUE 1921) ... ... *D. iris* COOPER 1863 (=*D. giganteus* O'DONOGHUE 1921).

II. Velum large, with 5 or more processes on each side, the largest laterally, smaller medially; external rhinophore process small. Margin of rhinophore sheaths with 4-5 ramified processes. Prostata with a single circle of vesiculae. Colour bright red, white dotted. Radula 35 × 15.1.15. L. up to 90 mm. ... ... (G. O. SARS). *D. robustus* VERRILL 1870 (=*D. velifer* G. O. SARS 1878).

Fam. BORNELLIDAE

Until 1932, when BABA described his remarkable *Pseudobornella*, this family contained the single genus *Bornella*. The ramification of the liver is described by ELIOT (1904 *a*, p. 100) as varying : « The ramification of the liver may be present or absent in the same species (*B. excepta*; see BERGH's two descriptions) and, when present, may not extend to all cerata. » ELIOT says about *B. digitata* from Zanzibar Harbour (l. c., p. 101) : « The ramification of the liver appears to be very irregular and to vary in different specimens. In the largest the arrangement is as follows : — A single branch runs up into the tall tapering process behind each rhinophore; the first pair of cerata receive no branches at all; the second and third receive on the right hand a branch which bifurcates, and on the left a simple branch, which, in the third, stops at the base of the cera and does not enter it. The remaining cerata receive no branches. » In contrast to these statements VAYSSIÈRE (1917) describes and figures in *B. digitata* a liver branching to all the 3 foremost pairs of cerata, but without diverticula to the rhinophores. In 5 specimens of *B. digitata* at my disposal from the Marshall Islands (Jaluit and Ebon; coll. CHR. HESSLE, 1917), the liver branched as VAYS-

SIÈRE describes, thus sending diverticula to 1st, 2nd and 3rd pairs of cerata, but none to the posterior pairs and none to the rhinophores; only a very short lobe pointing forwards may be present in the right liver.

In *B. simplex*, according to ELIOT 1904*a*, p. 104, the liver « sends off diverticula into the process behind the rhinophores and all four pairs of cerata ».

In *B. excepta*, BERGH states the absence of every branchment (1884) (cf. Fig. 42) : in a specimen examined in 1902 he found « diverticula rising into the papillae; from the right liver a similar branch stretches along the body-wall forwards, but no similar on the left side » (cf. BERGH, 1902*a*, pl. III, fig. 4).

This variation in branchment of the liver is analogous with that stated in *Dendronotus* and does not imply any specific distinctions. These are, as it

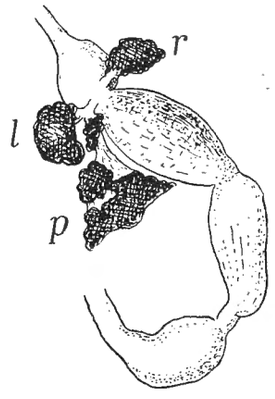


FIG. 42. — *Bornella excepta*. Liver portions. (After BERGH, 1884, pl. VIII, fig. 9.)

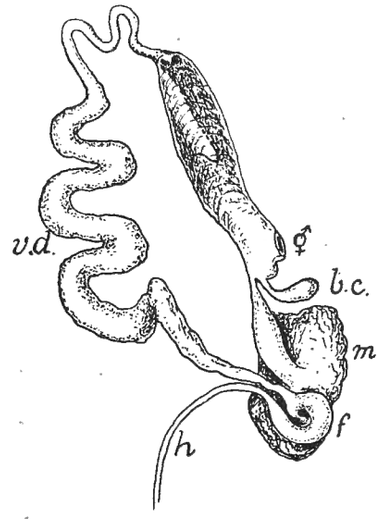


FIG. 43. — *Bornella digitata*. Genital organs.

seems, to be deduced, in the genus *Bornella*, from external characters : the shape of cerata, the papillation of the velum and the rhinophore sheaths. The small number of specimens still known to a sufficient degree does not permit us to form a definite opinion about the value of these distinctions. BERGH (1892 *a*) and ELIOT (1904 *a*) give a list of the species described, many of them being synonyms. ELIOT (1904 *a*) hesitates if *B. arborescens* PEASE 1871 is a distinct species or identical with (or a variety of) *B. digitata* ADAMS & REEVE 1848; it has most of its cerata bifid, a character which BERGH (1874, Mus. Godeffroy) states as specific of *B. arborescens*. BERGH himself describes, however, a variation in this respect (p. 98), as well as in the number of velar papillae (8-16; p. 97), *B. arborescens* evidently includes *B. marmorata* COLLINGWOOD 1878, which has likewise part of the cerata (2nd-4th pairs) bifid and only 5-6 papillae on each side of the deeply incised velum, but forms itself a synonym of the typical *B. digitata*, the charac-

ters mentioned scarcely being constitutive for the species. A critical estimation of the species is presently impossible to undertake, and I give a synopsis in next agreement with ELIOT's opinion as to their delimitation.

If the genital organs offer any distinguishing characters is uncertain.

In *B. digitata* I found the same features as VAYSSIÈRE (1917) : a small bursa; vas deferens emerging from the ampulla, and with lengthened prostatic portion (Fig. 43).

The genus *Pseudobornella* with the type *orientalis* established and made the subject of a thorough investigation by BABA in 1932, has afterwards (1933) been examined anew by the same author; from both descriptions its characters have been quoted here.

SYNOPSIS OF GENERA

I. Gills at the inner base of the cerata; these cleft into long processes diminishing in number towards behind. Body slender. Foot narrow. Rhinophore sheaths with elongate marginal processes. Jaw with smooth margins, without masticatory process. Radula 7-14.1.7-14, the median tooth denticulated, the laterals smooth. Hermaphrodite gland dissolved into a number of more or less separated globules lying above the posterior liver ... ... *Bornella* GRAY (in ADAMS & REEVE) 1848.

II. Gills along inner side of each dorsal papilla. Rhinophore sheaths with 3 long processes (the posterior much elongate and slender). Body stout. Foot broad. Velar processes 2-4 on each side, the lateral ones much elongated, the mesial short. Cerata simple, not branched nor cleft. Jaws with denticulate masticatory process. Radula 2.1.2. median tooth denticulated, inner lateral denticulated or smooth, the outer one smooth. Hermaphrodite gland a single mass at the right side of the posterior liver ... ... *Pseudobornella* BABA 1932.

SYNOPSIS OF SPECIES

BORNELLA GRAY (in ADAMS & REEVE) 1848

I. Velum with a series of tubercles on each side.

A. Rhinophore bases without papillae; rhinophore sheaths with 4 marginal processes. Median tooth of radula denticulate.

1. Posterior process of rhinophore margin simple. Dorsal papillae deeply cleft, with 1-3 gills on inside. Generally 6 (7) pairs of dorsal papillae with 4, 3, 2 branches (the hindmost simple). Velum with 10-12 (or 5-6) short processes on each side (in a single or 2 or more rows). Colour white with orange or red reticulation, cerata white-tipped and orange-ringed. Radula 33-45 × 8-14.1.8-14. L. up to 50 mm. ... ... *B. digitata* GRAY (in ADAMS & REEVE) 1848 (syn. *B. adamsi* GRAY 1850, *B. hancockiana* KELAART 1859, *B. hermanni* ANGAS 1864, *B. semperi* CROSSE 1870, *B. arborescens* PEASE 1871, *B. caledonica* CROSSE 1875, *B. marmorata* COLLINGWOOD 1878).

2. Posterior process of rhinophore margin 4-digitate. Dorsal papillae cleft only apically. Gills 2 on the inside and 2, basal, on the outside of the

cerata, the latter gills protected each by one small papilla. Velum with 7-11 processes on each side. Colour whitish, reticulated with orange. Radula 41 × 17-19.1.17-19 or 34 × 16.1.16. L. 30-60 mm. ... ... *B. excepta* BERGH 1884.

B. Rhinophore bases with posterior papilla or papillae; sheath margins with 6 processes. Dorsal cerata 7 pairs, deeply cleft, 1st cera 4-partited, with gills at base and between parts. Velum with a few elongated processes on each side. Colour yellowish white. Radula 41 × 11.1.11; median tooth smooth. L. 65 mm. ... ... *B. calcarata* MÖRCH 1863.

II. Velum with a single tubercle on each side. Rhinophore sheaths with six short digitations and a larger rounded knob behind. Cerata 4 pairs, each 4-divided (except the simple hindmost one) and with one pair of gills (anterior and posterior). Colour transparent white, an orange net-work on back and a row of opaque white dots on sides. Radula 21 × 9.1.9, median tooth with 7-8 strong denticles (little smaller than median cusp). L. 12 mm. ... ... *B. simplex* ELIOT 1904.

PSEUDOBORNELLA BABA 1932

Cerata 4 pairs. Rhinophore sheaths with the posterior papilla elongated to as much as 5 times the length of the body. Foot large, expanded. Colour translucent yellow with chocolate-brown mottlings and yellowish white striations. L. 10 mm. ... ... *B. orientalis* BABA 1932.

Fam. FIMBRIIDAE

BERGH (1892 *a*) gave this family the name of Tethymelibidae, an ethymology which has no support in the rules of nomenclature. THIELE (1931) therefore changed it into Tethyidae after the typical genus *Tethys* (auct.). But this name was given by LINNÉ in 1758 for two species which he later on (1767) called *Aplysia* at the same time reserving the name *Tethys* to the nudibranch ever since designated so by most of the authors; LINNÉ called the type *Tethys fimbria*, accepting as specific name a genus established by BOHADSCH in 1761. The fact that *Tethys* LINNÉ 1758 has to replace *Aplysia* LINNÉ 1767 was recalled in actuality by PILSBRY 1895 and left the nudibranch genus without name. For the latter the name *Tethys* is impossible to take up, even if *Aplysia* should be preserved as a nomen conservandum and *Tethys*, in the original sense of LINNÉ 1758, dropped. The nudibranch genus, consequently, has to take another name. I think our best way out of this nomenclatural dilemma is to accept the proposal made by O'DONOGHUE 1926, that is, name the genus in question *Fimbria*. This name may stand, though BOHADSCH was not a binominalist, since « LINNÉ had used the same name for the same animal in the specific sense » (O'DONOGHUE 1929. p. 758), and its type thus, should be named *Fimbria fimbria* LINNÉ 1767 in analogy with so many other tautonomic names, e. g. in ornithology such as *Pica pica* LINNÉ.

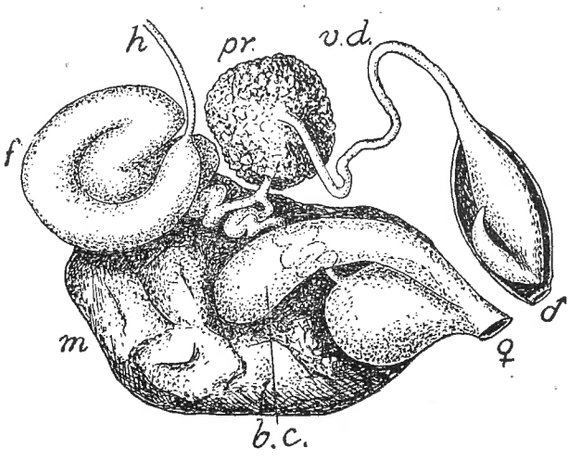
Besides the genus *Fimbria*, this family comprises only the genus *Melibe* (syn. *Chioraera* GOULD 1853 and *Jacunia* DE FILIPPI (1867) (1). A common characteristic of these two genera is the absence of the radula, a condition seemingly in correlation with the unusual differentiation of the nutrition organs. The velum has developed into a large cowl or catching net apt for the capturing of small crustaceans or even fishes being the prey of these nudibranchs. It is impossible to state other common characters besides, however, that the cerata are larger than generally in nudibranchs. Jaws are absent in *Fimbria* and *Melibe leonina*, but are observed in other species and are perhaps occasionally wanting in *M. fimbriata*. The cerata have basal branchiae in *Fimbria* but none in *Melibe*, where, on the contrary, the whole surface of the cerata and that of the body is covered, generally, with tubercles and filaments; it is smooth in *M. leonina*. The foot is broad in *Fimbria* and in *Melibe japonica* and *mirifica* but in most other species of *Melibe* it is very narrow. As to the inner organization, no gastral plates are extant in *M. leonina*, whereas, in all remaining species, there are. The liver is subject to great polymorphy. Its chief posterior portion is compact in *Fimbria* having also its duct united with that from the left anterior portion, as described above. In *Melibe* the liver is generally flocculent (Fig. 44) and the left anterior gall duct is generally entirely independent, though in *M. leonina* the same condition prevails as in *Fimbria*. The most differentiated liver is that of *Melibe leonina* which has been transformed into a net-work of tubes (cf. AGERSBORG 1923, pl. 27, fig. 2); in other species these tubes are frequently beset with tufts of shorter tubes or with vesiculae. Separation of different genera cannot be made on the base of the liver structure.

The rhinophoria exhibit two different types : as a rule they are pillar-shaped with a funnel-like dilatation at tip round the club (most species of *Melibe*), or are laterally compressed as to resemble the cerata and with the club immersed in the anterior edge of the lamelliform organ. This type is to be found in *Fimbria* and in *Melibe leonina*. Recently (1929) O'DONOGHUE described similar rhinophoria in a species from the Red Sea hich he identified as *M. bucephala* of BERGH 1902; the same species was identified and reported also by ELIOT (1908). A direct comparison of BERGH's type with ELIOT's description enabled me to decide that they are identical, though no trace of rhinophores were seen. *M. bucephala*, according to ELIOT and O'DONOGHUE, shares the characteristic rhinophores with *M. leonina*.

Several species of *Melibe* have been described but their delimitation is not sharply defined in all cases. BERGH, who established *M. vexillifera* in 1880, is in 1884, inclined to consider the same as a synonyme of *M. papillosa*, and with

(1) ALLAN established in 1932 a new genus *Propemelibe* on a new interesting species with very broad foot; in other respects, however, no distinct characters can be adduced, and it seems impossible to maintain that genus unless further characters are known.

right, for the characters constituting *vexillifera* seem to be due to distortion, as ELIOT (1907) thinks. A probable synonymy is also, as ELIOT (1907) suggests, *P. pilosa=papillosa*. For the taxonomy the shape of the cerata comes in first place, as well as the shape of the cowl, if entire and circular or incised in anterior or posterior margin. The foot is generally narrow but a broad foot is characteristic of *M. japonica* ELIOT and *M. mirifica* ALLAN. To some degree the jaws and the stomachal plates are of value for the taxonomy. The fan-shaped organ, a dilatation of the uterus, seems to be a variable feature. I found it only feeble in *M. papillosa* (Fig. 45).



Melibe pilosa (=*papillosa*).

FIG. 44. — Part of left liver with duct.

FIG. 45. — Genital organs.

Of the genus *Fimbria* the generally known type *fimbria* inhabits the Mediterranean Sea. BERGH's statement (1890) that it occurs at the Canary Islands is certainly due to confusion with *Tethys* (=*Aplysia*) *leporina*. In this same work BERGH, however, described a specimen of *Fimbria* from the vicinity of Dominica, West Indies, 250 m depth, under the name of *Tethys leporina* L. var. It differs from the Mediterranean type in its colour (large black spots on the back) and in anatomy : the salivary glands are extended to the liver, the right and left anterior part of which spreads over the stomach, the halves meeting medially; further, the genital organs offer some differences. On account of these discrepancies there is no doubt that the West Indian form is to be considered as a distinct species, for which I propose the name *Fimbria occidentalis*.

SYNOPSIS OF THE GENERA

I. Body flattened. Cerata smooth, each with one pair of basal gills. No jaws. Stomach without plates. Liver with posterior part compact, surrounded by the gonad. *Fimbria* BOHADSCH 1761 (*Tethys* auct., non LINNÉ 1758).

II. Body usually narrow and elevated. Cerata as a rule tubercled or fimbriated, with no basal gills. Jaws generally present, small. Stomach with a girdle of plates. Liver diffuse, tubulose or flocculent. Gonad forming glandular masses beneath liver. *Melibe* RANG 1829 (*Chioraera* GOULD 1853, *Jacunia* DE FILIPPI, *Propemelibe* ALLAN 1932).

SYNOPSIS OF SPECIES

FIMBRIA BOHADSCH 1761

I. Colour pale yellowish or hyaline grayish yellow with dense white dots in sinuous bands; velar margin black or black-spotted beneath. Foot sole yellowish white. Cerata white, their upper surface with black spots. Cerata in 6-8 pairs. Salivary glands very short. Right and left anterior liver only little spread on the stomach. Penis with an accessory sac. L. 160-210 mm.; br. of velum 100-140 mm. ... ...
F. fimbria LINNÉ 1767 [*Tethys*] (=*Tethys leporina* auct., non LINNÉ 1758).

II. Colour of velum yellowish white of dense dots confluent towards the margin to irregular spots; under side black; marginal cirri yellowish white. Rhinophore sheaths black with large yellowish white spots, club whitish with black base. Back yellowish white with large black spots on neck and margins; gills whitish; foot yellowish, sole brownish gray. Cerata in 7 pairs. Right and left anterior liver spread over stomach and meeting medially, each with 2 branches, the anterior towards rhinophore sheath, the posterior to 1st papilla. Salivary glands elongated backwards as far as to the liver. Penis without accessory sac. L. 43 mm. ... ...
F. occidentalis n. n. (=*Tethys leporina* L. var., BERGH 1890).

MELIBE RANG 1829

I. Rhinophores stalked, cup-shaped, without posterior crest.

A. Foot narrow. Velum circular, with entire margin.

1. Cerata claviform, tapering and rounded at top, covered with large nodules.

a. Body with simple conical or spherical (generally not branched) tubercles scattered all over.

+. Inside and outside of velum nodulose. Body with fine nodules. Cerata 7-9 pairs with a few (3-5 in half its periphery) large nodules. Velar margin with 2-4 series of cirri. Rhinophore clubs with about 12 lamellae. Jaws with about 12 coarse denticles and a short masticatory process. Stomach plates 8 (1-3 smaller intermedian), with a high crest. Colour white to yellowish red. L. 40 mm. ... ...
M. rosea RANG 1829.

++. Inside of velum finely grained or smooth. Body warty.

a^1. 7-9 pairs of cerata, everywhere covered with dense nodules. Velum with 2 rows of marginal cirri. Rhinophore club with 10-11 laminae. Jaws with 25-30 fine denticles. Stomach plates 26-31, thin, with high crest. Colour greenish white. L. 85 mm. *M. rangi* BERGH 1875.

a^2. 5-6 pairs of cerata (unknown to shape and appearance). Velum with 4 rows of marginal cirri. Rhinophore club with 7-8 lamellae. Jaws with 22-23 coarse denticles. Stomach plates 10, rounded above, with no crest. Colour pale yellowish white. L. 12 mm. ... ...
M. capucina BERGH 1875.

a^3. 3 pairs of cerata. Velum with 2 (3) rows of cirri. Rhinophore club with 10 laminae. Jaws smooth. Stomach plates 24, with high crest. Colour grayish with dense whitish-green dots; tubercles on body sides black with fine greenish white dots in centre. L. 60 mm.... ... ...
M. ocellata BERGH 1888.

b. Body smooth except for ramified processes along middle line of back. 4 pairs of roundish cerata with perforations on top. Colour yellowish white, cerata orange, white-topped. L. 32 mm.
M. australis ANGAS 1864 [*Melibaea*].

2. Cerata wedge-shaped (with thin edge at top), covered with small tubercles or fimbriated (as body in general), set in 5-7 pairs. Stomach plates about 20.

a. Rhinophore sheath expanded and wavy, generally with a posterior process on margin. Cerata and body with soft irregular tubercles and fine thread-like (not arborescent) appendages. Inside of velum nodose. Rhinophore club with 6-8 laminae. Colour yellowish or reddish brown with dark shades and mottles or grayish green or blue dotted by olive in the tips of the cerata and on body. L. 60-100 mm. (BABA 1933) ... ...
M. pilosa PEASE 1860 (= *Jacunia papillosa* DE FILIPPI 1867; *M. vexillifera* BERGH 1880).

b. Rhinophore sheath rounded, smooth. Cerata and body tomentose all over with arborescent filaments. Rhinophore club with 9-10 laminae. Colour bright yellow to ashy gray, usually with irregularly placed spots and blotches of black, gray or sandy. Inside of velum shagreened. L. up to 200 mm. (ELIOT 1902).
M. fimbriata ALDER & HANCOCK 1864.

B. Foot broad. Velum notched in posterior margin below mouth. Jaws with thin undulated edge.

1. Velum entire in front margin, with 9-10 rows of cirri at the sides, 2-3 rows above the mouth. Cerata 10 pairs, covered with irregular tufts. On the sides of the velum small scattered papillae; inside of velum with small papillae and tufts. Rhinophore sheaths with a tuberculate process behind. Stomach plates 24, black, triangular. Colour transparent yellow with a reddish tinge in parts. L. 150 mm. ... ... *M. japonica* ELIOT 1913.

2. Velum incised in the front margin, with about 4 rows of cirri. Cerata 5-7 pairs, with rounded pustules and a few branched fimbriae. Stomach plates about 40, lengthened and rounded above, more like folds than laminae. Colour transparent pinky-blue; velar cirri rose-pink (upper-

most row white); pustules on back rose-pink or white; filaments smoky reddish gray and tipped with white. L. above 300 mm. ... ... *M. mirifica* ALLAN 1932 [*Propemelibe*].

II. Rhinophores blade-like, similar to the cerata in shape, with the club in the anterior edge.

A. Cerata (in 5-6 pairs) and back (as well as rhinophores) tubercled. Velar margin with 3-4 (5) rows of cirri; inside with very fine papillae, almost smooth. Jaws small with thin wavy margin. Stomach plates 20 with high crest. Colour transparent white, with a light tinge of brownish and plenty of opaque white dots; small lateral warts red. L. 90 mm. Liver flocculent; left and posterior ducts separate. ... . *M. bucephala* BERGH 1902.

B. Cerata (in 6 pairs), back and rhinophores smooth. Velar margin with 2 rows of cirri. No jaws. Posterior liver duct and left one united. Liver tubular. Stomach with a corneous lining but no cuticularized folds or plates. Colour pale yellowish or whitish gray with a fine white net-work. L. about 60 mm. (O'DONOGHUE 1921) ... ... *M. leonina* GOULD 1853 [*Chioraera*] (=*M. pellucida* BERGH 1904; *M. dalli* HEATH 1917).

Fam. DOTONIDAE

For the nomenclature of this family and its typical genus, *Doto* OKEN 1815, which, according to IREDALE & O'DONOGHUE (1923) should be, as preoccupied, abandoned in favour of *Idulia* LEACH 1852, I refer to M^me^ PRUVOT-FOL who (1931) has raised weighty objections to this change of names (cf. ODHNER 1934). I keep *Doto* as a valid name. Its type is designated by GRAY (1847) to be *Doris muculata* MONTAGU 1804 (=*Doris coronata* GMELIN 1791). *Idulia* LEACH and *Dotona* IREDALE are to be considered as synonymes. To these must be added *Bornellopsis* O'DONOGHUE (1929), which cannot be kept even as a section, since its characteristic, the gills on the inside of the cerata, exists also in *D. coronata*, though less distinctly. In reality we can observe in *D. coronata*, at the base of the inner side of the large papillae, a modification of the tubercles, inasmuch as three of them, at least, have coalesced to a gill and do not contain any liver diverticulum (Fig. 46*a*). TRINCHESE (1881) has figured a similar condition in *D. cornaliae* (*l. c.*, pl. LXI, fig. 1*e*), which he explains as « eminenza papillare senze ramo epatico. Essa è situata sulla faccia interna della papilla ». In his habitus figure of this species (*l. c.*, pl. LIV), however, no trace of this singularity is observable. In reality, there seems to be a transition between normal papillae and those modified into gills. In small papillae of *D. coronata*, normal tubercles, but smaller, are at the place where in large papillae the gills develope. In *D. fragilis* a similar gill formation takes place (Fig. 46*b*) : the small basal papillae coalesce in a longitudinal direction and bud further in vertical stripes and laterally. In *D. pinnatifida* (2 specimens, L. 12 mm, from Asia Shoal, Plymouth, 10 m, on Antennularia; coll. T. GISLÉN 27/6 1925; Riksmuseum) a gill precisely as large and elaborate as in *Bornellopsis* was present on each papilla. Therefore

it seems not likely that a classification of the genus *Doto* may be based on these papilla formations, which may be of varying stage of development; in 2 specimens of *D. fragilis* taken together with the above-mentioned *D. pinnatifida* and measuring 17 mm (contracted), these gills were much less distinct; in the new species *D. japonica* and *apiculata* (Fig. 46*c*), on the contrary, they are quite as striking as in *D. kabretiana*, which O'DONOGHUE described as *Bornellopsis* but which has nothing to do with *Bornella*; cf. also PRUVOT-FOL, 1933, p. 138.

Very little accession has been made to our knowledge of the *Dotonidae* since BERGH's time, and no new valid genera have been established; on the contrary, the genera then existing have been degraded to mere sections by THIELE (1931), and with right, for the distinctions may be effaced in certain cases; thus *D. paulinae* has indistinct tubercles on its papillae and mediates the transition to the section *Gellina* GRAY 1850 (with the single species *affinis* d'ORBIGNY 1837 described as *Tergipes*, from Rochelle, but not refound) (1) which is characterized in having all papillae simple. *Iduliella* THIELE (1931), = *Dotilla* BERGH 1871, non STIMPSON 1858, differs only in having lateral teeth (the single species *D. pygmaea* BERGH 1871 may be identical with *Doto floridicola* SIMROTH 1888). The remaining original genera of Dotonidae are established by BERGH: *Caecinella* in 1870 (anterior papillae simple, last pair with 2-3 rings of tubercles; single species *luctuosa* BERGH 1870), and *Heromorpha* in 1873 (with *H. antillensis* as monotype) characterized by a velum like that of *Doto* though somewhat produced laterally, and simple papillae (?) (2).

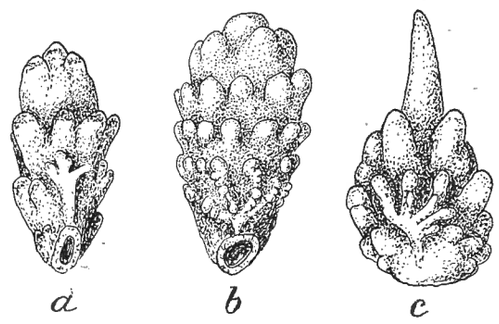


FIG. 46. — Dorsal papillae of *Doto coronata* (*a*), *D. fragilis* (*b*), and *D. apiculata* (*c*), showing the basal tubercles on inside modified into gills.

The more abundant in species is the genus *Doto* sensu stricto. The classification of the about 20 species which prove valid, offers great difficulties, since only slight differences exist and these are above all to be found in the colouration, which remains in essential degree even in preserved specimens. A classification of *Doto* must base upon this character, as I have pointed out in 1922 and 1934, at least for the present. As it is of importance for further study of the genus that a synopsis is at hand, I have put one together comprising all known species arranged as to their colour and rendering also other characteristics of value for identification.

---

(1) Cf. ELIOT (1910, p. 166); this species is not mentioned by VAYSSIÈRE (1913, Moll. de France).

(2) Only the last papilla on one side remained in the type specimen examined by BERGH, and this was simple; the last papilla may, however, be not only smaller but also simpler than the preceding ones. (Cf. TRINCHESE, 1881, pl. LVIII, *D. paulinae*.)

SYNOPSIS OF SPECIES

DOTO OKEN 1815, s. s.

I. Papillar tubercles with dark (red, brown, blue, black) apical spots or subapical rings.

A. Papillae in 6-8 (9) pairs, each with 4-5 (6) rows of tubercles. Rhinophore sheaths usually with smooth or crenulate margin.

1. Colour whitish yellow with crimson spots and dots, tubercles with red dots and rings. Radula with above 100 teeth. L. 10-12 mm. ... ... *D. coronata* GMELIN 1791 [*Doris*] (=*costae* TRINCHESE 1881).

2. Colour pale ochraceous with dark-brown spots, an apical brown spot above a whitish ring in each tubercle; 5-6 rows of tubercles. L. 10 mm. *D. pinnatifida* MONTAGU 1804 [*Doris*] (1).

3. Papillae yellow-brown with dark-blue tips to the tubercles. Radula with 70 teeth. L. 3 mm. (preserved). ... ... *D. africana* ELIOT 1904.

4. Colour reddish brown, gray or black, papillae red-brown with black or dark-gray tubercles. Radula with 72 teeth. Rhinophore sheaths with anterior margin expanded and prolonged. L. 7 mm. ... ... *D. obscura* ELIOT 1906.

5. Colour brownish, papillae yellowish with spherical black tubercles. Radula with 70 teeth, median cusp much elongated. L. 10 mm. ... ... *D. racemosa* RISBEC 1928.

B. Papillae in 4-5 pairs.

1. Papillae globose with distinct tubercles in 4 rows. Margin of rhinophore sheath even or slightly crenulate.

a. Colour yellowish white, velar margin and rhinophores gray, a black ring below the white apex of each tubercle. Radula ? L. 9 mm. (in alc.) ... ... *D. annuligera* BERGH 1905.

b. Colour dirty yellow, black-spotted on back; velum and rhinophore sheath with white-spotted margin. Tubercles with a dark band below the white tip. L. 4 mm. (preserved). ... ... *D. nigromaculata* ELIOT 1906 [*D. cinerea* var. *nigr.*]

c. Colour grayish or pale grayish yellow with black streaks. Velum with a few short papillae. Radula with 86-96 teeth. L. 14 mm. *D. columbiana* O'DONOGHUE 1921.

2. Papillae elongate with produced, subcylindrical tops; tubercles indistinct in 2-3 rows, each tubercle with a brown subapical spot. Body cinereous with a brown band on back. L. 6 mm. ... ... *D. paulinae* TRINCHESE 1881 (2).

---

(1) ELIOT (1910, p. 124) discriminates var. *splendida* TRINCHESE 1881 (whitish with distinct, not confluent, dark spots), var. *nigra* ELIOT 1910 (deep dark-gray; rhinophore-sheaths with jagged margin), and var. *papillifera* ELIOT 1910 (back and body sides with papillae in rows; rhinophore sheaths with 2-3 papillae).

(2) PRUVOT-FOL (1931, p. 752) remarks that this form may be a young *D. coronata*, because its tubercles are still little distinct quite as in young specimens of *D. coronata*. though these have dark-dotted tips of tubercles.

C. Papillae in 11 pairs, each with a distinct gill on inside; tubercles in 5-6 circlets. Colour dark olive green, tubercles paler, grayish yellow green, each with a black spot (in preserved specimens often hidden under the opaque epidermis). Radula with 140 teeth. L. 9 mm. (in alc.) ... ... *D. japonica* n. sp.

II. Papillar tubercles with apical spots paler than general colour; no subapical rings. Papillae in at most 8 pairs, without distinct gills.

A. Colour uniform, without spots. Rhinophore sheaths with lobated or crenelated margin.

1. Rhinophore sheath with an external longitudinal crest. Colour grayish brown. Papillae 7 pairs, brown with yellow tips and grayish tubercles in 3-4 rows. Radula with 96 teeth. L. 12 mm. (living), 5.5 mm. (preserved). ... ... *D. indica* BERGH 1888.

2. Rhinophore sheaths smooth, without crest, and short and wide; club annulated. Colour yellowish brown. Papillae in 6 pairs, with yellowish white tubercles, in 3 rings. L. 6 mm. ... ... *D. crassicornis* M. SARS 1870.

3. Rhinophore sheaths smooth, without crest, elongated; club smooth.

a. Papillae in 8 pairs. Body translucent white, tubercles in 6-7 circlets, white-topped. L. 13 mm. ... *D. formosa* VERRILL 1875 [*Doris*].

b. Papillae in 6-7 pairs, tubercles in 4 circlets. Colour uniform pale yellowish white or yellowish brown. Radula with 83 teeth. L. 11 mm. ... ... *D. antarctica* ELIOT 1907.

B. Colour pale with darker spots. Rhinophore sheaths with even margin. Papillae in 6 pairs, tubercles in 5-6 circlets.

1. Colour cinereous with irregular brown spots, velar and rhinophore margins white-spotted, tubercles brown with white ends. L. 8 mm. *D. cinerea* TRINCHESE 1881.

2. Colour yellowish, brown-spotted; papillae pale reddish, white-spotted, with tubercles. L. 8 mm. .... *D. rosea* TRINCHESE 1881.

III. Papillar tubercles (elongate and pointed) without apical spots, of the same uniform colour as the body.

A. Papillae in 8-9 pairs, each with 8-9 circlets of tubercles. Colour brownish yellow, tubercular yellow spots on back and white spots on sides. Radula with above 100 teeth. L. up to 25 mm. *D. fragilis* FORBES 1838 [*Melibaea*].

B. Papillae in 4-6 pairs, with at most 7 circles of tubercles.

1. A distinct gill on the inside of the large papillae.

a. 5-6 pairs of papillae with 5-6 circlets of tubercles; top of papillae of the same size as the tubercles (or little larger). Colour dirty greenish gray. Radula with 85 teeth. L. 5.25 mm. (preserved). *D. kabretiana* O'DONOGHUE 1929 [*Bornellopsis*].

b. 4 pairs of papillae with 6-7 circlets of tubercles and the top elongated at least to twice the length of the tubercles. Colour yellowish, along each body-side a blackish blue band and a thinner similar one beneath, corners of velum with a spot of similar colour. Radula with 145 teeth. L. 10 mm. (preserved) ... ... *D. apiculata* n. n. (=*Doto* sp. BERGH 1904).

2. No distinct gill on the papillae; each papilla with 4 circlets of tubercles.
   a. Papillae in 6 pairs. Rhinophore sheaths with lobated margin. Colour white or yellowish, spotted with pink or purplish. L. 6 mm. (preserved) ... ... *D. cuspidata* ALDER & HANCOCK 1862.
   b. Papillae in 5 pairs. Rhinophore sheaths with lobated margin. Colour yellow with a net-work of black or violaceous lines on back. L. 8 mm. ... ... *D. aurea* TRINCHESE 1881.
   c. Papillae in 5 pairs. Rhinophore sheaths with entire margin. Colour dark olive, each papilla with a rosy ring round its base; each tubercle with 2 white longitudinal lines. L. 10 mm. ... ... *D. cornaliae* TRINCHESE 1881.

SPURIOUS SPECIES

For the names of *Doto* given by HESSE 1872 I refer to PRUVOT-FOL 1931. *Melibaea arbuscula* AGASSIZ is a nomen nudum; GOULD & BINNEY (1871) list it as a synonym of *Doto coronata*. *Melibaea minuta* FORBES 1843, from the Aegean, has not been refound nor recognized.

DESCRIPTION OF NEW SPECIES

Doto japonica n. sp.

(Plate, figs. 11-16.)

Back with 11 pairs of papillae decreasing in size backwards. Tubercles on the largest papillae in 5 or 6 rows with 5 or 6 in each row, often forming longitudinal straight or feebly spiral series. Tubercles with truncated (or rounded, not pointed) ends and of the same size as the top of the papilla. Rhinophore sheaths with even margin wider in front but not lobated. In front of each rhinophore one distinct small papilla. Genital aperture below 1st papilla; anus projecting as a tube between 1st and 2nd papilla; nephroproct close inside the anal tube.

Body sides quite smooth, without any papillae.

Colour dark olive-green, almost black over the whole body; foot margin in one specimen whitish; one single specimen with fine spots of dark red. Rhinophore sheaths uniformly pale yellowish green, clubs black with white tip (in the dotted specimen wholly white). Papillae paler than body, grayish yellow-green, with pale grayish tubercles each having a black spot on top.

The largest papillae with the basal tubercles of the inside transformed and fused together to a gill attaining a height of half the papilla; the smaller papillae with similar, smaller, gills. No liver diverticula in the gill processes.

Radula uniseriate, with about 140 teeth of the usual shape with a small median cusp and 4 lateral denticles (Fig. 47).

Locality : Japan, Sagami, Moroiso, 2-10 m, stones, algae (T. GISLÉN, 29/6 1930) 4 specimens, max. L. (contracted) 9 mm, br. 2.5 mm, h. 4 mm, h. of largest papilla 5.5 mm.

FIG. 47.
Doto japonica.
Radula tooth. ×750.

Among 4 small young specimens of *Doto* taken at the same locality in the surface on piles, one specimen belonged to *D. japonica* and showed a black body with black rhinophore sheaths and the tubercles on the elongated papillae black, the others had uniformly grayish rhinophore sheaths and papillae, the latter of a shorter shape; their body was pale with dots and vermiculate paintings of black. Either they represent a distinct species (too inadult to be described) or a pale variety; the tubercles were often indistinct and the papilla top elongated as in *D. paulinae*.

Doto apiculata n. n.

Through a kind loan from the Zool. Museum at Copenhagen, mediated by Dr. R. SPÄRCK, I could reexamine BERGH's *Doto* sp. described in 1904 and give here some particulars in addition to this description. There are no spots on the papillae at all, and the tubercles are pointed; the tip of each papilla is at least twice as elongated as the tubercles (Fig. 45*c*). On the inside of the papillae a gill similar to that of *D. kabretiana, japonica* and *pinnatifida* is developed from modified tubercles. That the colour of the body appears as a band on each side may be occasional with respect to the various colour of *D. japonica*. The velum and foot were margined with pale yellow. The rhinophore sheaths bore a large lobe on the anterior inner side. Genital opening, anus and nephroproct as in *D. japonica*. The somewhat dried specimen did not allow more details to be observed, but those known, especially the elongated tips of the papillae, justify the establishment of a distinct species for this form, which was taken in 24° 43′ N 119° 31′ E.

Fam. PHYLLIROIDAE

Though much has been written on the morphology of this family, there are still some points to elucidate, above all the systematical relation of these animals and the delimitation of the species of respective genera.

A means of judging the relationship is given us also in this case by the liver. This consists of 3-4 tubiform coeca without ramifications. FISCHER (1892, p. 316) remarks that there are three liver openings in the stomach (1) and says : « Ce cas se ramène donc à celui des Aeolidiens », a fact that cannot be denied; moreover, the liver as a whole recalls much that of a young eolid according to the interesting figures and facts given by FISCHER (*l. c.*, pl. XV, figs. 65-67; cf. VESSICHELLI, 1906, p 127). This does not mean that *Phylliroe* has any immediate relationship to the eolids, which all have a much ramified liver, but that both groups have a common origin; and *Phylliroe* stands closer

(1) I never observed the two upper diverticula debouch by means of a common duct, as d'ORBIGNY (1835) maintains to be characteristic of his *Phylliroe rosea*, a statement no doubt due to same misinterpretation.

to the root than do the eolids, in having unbranched liver coeca (1). A somewhat similar main liver organization is realized in the Scyllaeidae, and, besides, the spherical gonads of *Phylliroe* offer great similarity to those of Scyllaeidae. The liver of *Phylliroe* can easily be derived from that of *Scyllaea*, if the globular masses here are thought extended in length. The dorsal liver tube of *Phylliroe* is homologous of the right liver, as is proved by its position in front of the heart and its entrance to the right distinctly remote from the remaining liver ducts. The ventral liver coeca are then homologous with the left anterior liver, and the posterior coecum, of course, of the posterior liver; these two open close to each other. The fact that the right and left liver portions have attained a position on the dorsal and ventral side respectively may be explained from the supposition that still a slight amount of torsion remains in the situs viscerum; for a similar case I refer to the genus *Telarma* in which the liver portions show an incomplete detorsion, too (cf. ODHNER, 1934, fig. 42), I therefore think that the Phylliroidae may be derived from a stem common to the Scyllaeidae — the latter have developed their back margin, progressively, into lobes, whereas the former have reduced it completely except for the rhinophorial sheaths, into which the smooth rhinophores can be retracted or rather contracted to their whole extent. The next affinity as to external habitus is exhibited by *Notobryon* with its semitransparent body; its nephridium, i.a., has a renal chamber which may be said to intermediate, to some extent, between the highly branched rein of *Scyllaea* and the tube-like simple one of *Phylliroe* and *Cephalopyge*.

No nephridial apparatus is said to be extant in the genus *Acura* ADAMS 1850, the single species of which, *A. pelagica*, was described at some length by BERGH (1873). Such an organization, however, seems to be absurd, and that species, which in other respects agrees with *Ph. atlantica*, is certainly based on mutilated specimens of the latter one. The genus *Acura* thus is to be withdrawn as a synonym of *Phylliroe*.

There is no divergence of opinion about the distinctness of the genus *Cephalopyge*, which shows the more primitive characteristic of a distinct though small foot. This may in certain cases be retracted (cf. ODHNER 1931, p. 46), which causes the appearance as if it is absent or little developed (as is said about *C. orientalis* and *Ctilopsis*). The last-mentioned genus shares the most important characters of *Cephalopyge* (dorsal anus, flocculent gonads, 3 liver coeca) and has, besides, large and thick rhinophores which are united at base. The latter character has, however, no generic range; on the contrary, it causes a suspicion of some aberration, the more so, as nothing is said about any rhinophorial sheaths. For these reasons I think it better not to maintain *Ctilopsis* but consider it a synonym of *Cephalopyge*, which has been much enriched in this respect (cf. ODHNER 1931).

---

(1) VESSICHELLI (1906) has observed a few cases where the coeca bore a few small diverticula, and one case where they were totally atrofied.

Whereas the delimitation of the genera of Phylliroidae offers no difficulties, the distinction between the species of *Phylliroe* has been subject of much discussion. A least two species must be considered as distinct, *Ph. bucephala* and *atlantica*, but their synonymies are not quite settled. *Ph. bucephala* PÉRON and LESUEUR is, however, different from *Ph. bucephala* SOULEYET 1852, which, as already BERGH (1873) states, is *Ph. atlantica* BERGH; and VESSICHELLI (1906) shows that the two species have been confounded even by LANG (1900), because his figure of *Ph. bucephala* (fig. 21, p. 14) is the form of SOULEYET, thus *Ph. atlantica* BERGH; and from this book the mistake has been repeated in later manuals (THIELE 1931, fig. 539; HOFFMANN 1933, fig. 73 B). A very good figure of *Phylliroe bucephala* PÉRON & LESUEUR is given by VESSICHELLI (1906, pl. 5, fig. 1).

In 1931 I made an attempt to separate *Ph. rubra* QUOY & GAIMARD as a form of *atlantica* on the assumption that the concentration of the gonads, which had been displaced towards the stomach, was a distinguishing mark; in the typical *atlantica* they lie namely more towards behind. A closer investigation of specimens with a concentration of this kind, however, shows that here the gonads have much contorted ducts, just as if they had been forced forwards, and I think this has been the case, indeed, as a result of the preservation. This concentration of the gonads, thus, is artificial, and the forma *rubra*, as I have tried to explain it, seems to have no justification in the zoological system.

Afterwards (1934) M^me^ PRUVOT-FOL examined the type of *Ph. rubra* of QUOY and GAIMARD but could not find any distinguishing characters, and I therefore think that this form may be due to some occasional aberration — PRUVOT-FOL thinks that the « plaque rouge », which is spoken of in the diagnosis and which has « rien de commun avec les gonades », may be a parasitic formation. Thus also *Ph. rubra* should be considered as a synonym of *Ph. atlantica*.

The last-mentioned species, according to VESSICHELLI (1906), is a synonym of *Ph. amboinensis* QUOY & GAIMARD, a supposition that I could corroborate, when PRUVOT-FOL sent me a typical specimen of QUOY & GAIMARD's lot which proved to share the characters of *Ph. atlantica* (cf. PRUVOT-FOL 1934, p. 82). In the figure (pl. 28, fig. 10) of QUOY & GAIMARD there are three gonads, two lying behind, the foremost beneath the anus. In my work of 1931, the characteristic of *Ph. atlantica* was said to be « 3 Gonade, die hinterste dicht links und unter dem Anus, die beiden anderen weiter unten und vorn liegend », each of the gonads may, however, be divided into two. *Ph. bucephala*, on the contrary, has two gonads, both lying behind and beneath the anus. The more anterior position of the gonads in *Ph. atlantica* may, however, as in the case of the abovementioned forma *rubra*, be due to secondary replacement caused by the preservation. *Ph. amboinensis* is therefore no doubt identical with *Ph. atlantica*. On the other hand, a still earlier name is *Eurydice lichtensteini* ESCHSCHOLTZ 1825. The figure (pl. 5, fig. 6) accompanying the description is very good for the time and shows 3 gonads, the hindmost just behind and below the anus, the 2 remaining ones farther in front, and the liver coeca, too, are like those of

Ph. atlantica; consequently we have to substitute the name *Ph. lichtensteini* for *atlantica.*

Of the two genera of Phylliroidae, *Cephalopyge* is certainly the more primitive one because of the permanency of the distinct foot and the dorsal site of the anus which is to be well distinguished from the secondary dorsal position in many nudibranchs as a result of the replacement of the anus from a lateral site into the interhepatic space or still farther back. The male apparatus with its simpler penis is also a sign of primitivity in *Cephalopyge,* and the liver coeca have not attained so complete a stage of symmetry as in *Phylliroe.* The distinguishing characters may be tabulated thus :

I. Body elongate lanceolate, with distinct foot. Anus dorsal, close behind rhinophores. Gonads flocculent, in stripes or clusters of folliculi. Liver coeca usually 3 (a single dorsal one, a single ventral, as a rule, and a posterior). Head with disc. Jaws without processus masticatorius. Radula often obliterated. Penis conical, unarmed. *Cephalopyge* HAEL 1905 (*Ctilopsis* ANDRÉ 1906, *Dactylopus* BONNEVIE 1921 non Gill 1859, nec CLAUS 1862, *Nectophylliroe* HOFFMANN 1922, *Boopsis* PIERANTONI 1923, *Bonneviia* PRUVOT-FOL 1931).

II. Body elliptical, without foot. Anus lateral, dextral. Gonads in spherical globuli. Liver coeca 4 (2 superior and 2 inferior ones). Head without disc. Jaws with processus masticatorius. Radula well developed, with a few lateral teeth denticulated in the inner edge, and a median tooth denticulated on both sides. Penis cylindrical, tube-like; its glans armed with conical papillae and with a large subapical lobe ... ... *Phylliroe* PÉRON & LESUEUR 1810 (*Eurydice* ESCHSCHOLTZ 1825, *Philyrine* MENKE 1844; *Acura* H. & A. ADAMS 1850).

SYNOPSIS OF SPECIES

CEPHALOPYGE

I. No ventral anterior liver coecum. Gonad folliculi tubular.

A. Dorsal anterior liver coecum well developed.

1. Body elongate elliptic. Gonads 5 : 2 posterior between the liver coeca, 1 median just behind stomach, 2 ventral. Colour red, hyaline. L. 7-10 mm., height 2 mm. Radula vestigial ... ... *C. trematoides* CHUN 1888 [*Phylliroe*].
2. Body elongate-spatulate. Gonads 2, string-like, short, between the liver coeca, and 1 ventral, longer. Colour hyaline white. Radula with 12-14 series. L. 15-18 mm., h. 2 mm. ... ... *C. mediterranea* PIERANTONI 1923 [*Boopsis*].

B. Dorsal anterior liver coecum very short, vestigial. Body elongate elliptic.

1. Gonads 4 : 2 between the liver coeca, 2 ventral, somewhat shorter. Colourless, hyaline. No radula. Rhinophore elongate. L. 7-8 mm., h. 1.3 mm. ... ... *C. orientalis* BABA 1933.
2. Gonads 3, 1 between posterior liver coeca and 2 ventral (together larger than the upper). Radula well developed (1.1.1). Rhinophores short and thick, united at base. Colour? L. 10 mm., h. 2.7 mm. ... ... *C. picteti* ANDRÉ 1906 [*Ctilopsis*].

II. A ventral anterior coecum (short). Dorsal coecum ? Gonad folliculi spherical, gonads 2, the ventral longer. Body elongate spatulate ? Colour (in alc.) pale grayish, little translucent. L. 15 mm., h. about 6 mm. No radula. ... ... *C. michaelsarsi* BONNEVIE 1921 [*Dactylopus*].

SYNOPSIS OF SPECIES

PHYLLIROE

I. Gonads 2, behind and beneath the anus, yellowish-white on their under side. Liver coeca curved, constricted in their middle. Radula 15-22 × 1-6.1.1-6. Colour dirty hyaline white with reddish head. L. up to 26 mm. ... ... *Ph. bucephala* PÉRON & LESUEUR 1810 (=? *Ph. punctulatum* QUOY & GAIMARD 1833; =*Ph. sanzoi* SPARTA 1925; non *Ph. bucephala* SOULEYET 1852).

II. Gonads 3 (rarely 2), simple or bipartited, with reddish-brown under side. Liver coeca straight, of about uniform breadth throughout. Radula (14—) 22-29 × 1-6.1.1-6. Colour pale or dark grayish red all over, with brown, blackish dots; back and ventral margin spotted with white or yellow. L. up to 30 mm. ... ... *Ph. lichtensteini* ESCHSCHOLTZ 1825 [*Eurydice*] (=*Ph. amboinensis* QUOY & GAIMARD 1833, =? *Ph. rubra* QUOY & GAIMARD 1833, =*Ph. rosea* d'ORBIGNY 1836, =*Ph. bucecephala* SOULEYET 1852, non PÉRON & LESUEUR 1810, =*Ph. atlantica* BERGH 1871, =*Acura pelagica* ADAMS 1850, BERGH 1871).

Ph. lanceolata BERGH 1873, described from a sketch by SEMPER, is spurious and may be a mutilated or aberrant *Ph. lichtensteini*.

LIST OF LITERATURE

For Literature quoted in this work but not included below I refer to HOFFMANN 1932.

ALLAN, JOYCE K., A new Genus and Species of Sea-Slug, and two New Species of Sea-Hares from Australia. (*Rec. Austral. Mus.*, vol. 18, n° 6, 1932.)

BABA, KIKUTARO, Pseudobornella orientalis, nov. gen. et sp. from Japan. (*Annot. Zool. Japonenses*, vol. 13, n° 4, 1932.)

— — Preliminary Note on the Nudibranchia collected in the Vicinity of the Amakusa Marine Biological Laboratory. (*Ibid.*, vol. 14, n° 1, 1933.)

— — Supplementary Note on the Nudibronchia collected in the Vicinity of the Amakusa Marine Biological Laboratory. (*Ibid.*, vol. 14, n° 1, 1933.)

BERGH, R., Rep. Res. Dredging, etc. « Blake », XXXII. Report on the Nudibranchs. (*Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, vol. 19, n° 3, Cambridge, U. S. A., 1890.)

BERTOLINI, FAUSTA, Note sulla sistematica dei Philliroidae. (*Pubbl. Stazione Zool. Napoli*, vol. 15, 1935.)

BÜCKING, G., Hedyle amboinensis (Strubell). (*Zool. Jahrb. Syst.*, 64, Jena, 1933.)

ELIOT, CH., The Nudibranchiata of the Scottish National Antarctic Expedition. (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. 41, n° 3, 1905.)

— Nudibranchs from the Indo-Pacific. III. (*Journal of Conch.*, vol. 12, n° 3, London, 1907.)

FISCHER, H., Recherches sur la morphologie du foie des gastéropodes. (*Bull. Sci. France*, 24, 1892.)

HOFFMANN, H., Opisthobranchia, BRONN's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. Leipzig, 1932.

LINNÉ, CARL VON, Systema Naturae. Editio XII. Holmiae, 1767.

ODHNER, NILS HJ., Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien. (*Zool. Anzeiger*, 44, n° 4, 1914.)

— — Die Opisthobranchien. (*Further Zool. Res. Swed. Antarct. Exp.* 1901-1903, vol. 2, n° 1. Stockholm, 1926.)

— — Nudibranchs and Lamellariids from the Trondhjem Fjord. (*Det Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter*, n° 2. Trondhjem, 1926*a*.)

— — Beiträge zur Malakozoologie der Kanarischen Inseln, etc. (*Arkiv f. Zoologi* [K.V.A.], 23A, n° 14. Stockholm, 1931.)

— — The Nudibranchiata. (*British Antarctic* (« *Terra Nova* ») *Exp., 1910, Zool.*, vol. 7, n° 5. London, 1934.)

O'DONOGHUE, CH. H., Notes on Nudibranchiata from Southern India. (*Proc. Malac. Soc.*, vol. 20, 1932.)

PALLAS, P. S., Marina varia nova et rariora. (*Nova Acta Acad. Scient. imp. Petropolitana*, vol. 2. St. Petersburg, 1784 [1788].)

PELSENEER, PAUL, Introduction à l'étude des Mollusques. (*Ann. de la Soc. Roy. Malac. de Belgique*, t. XXVII, 1892.)

— — Mollusques. Traité de Zoologie (R. BLANCHARD), fasc. 16. Paris, 1897.

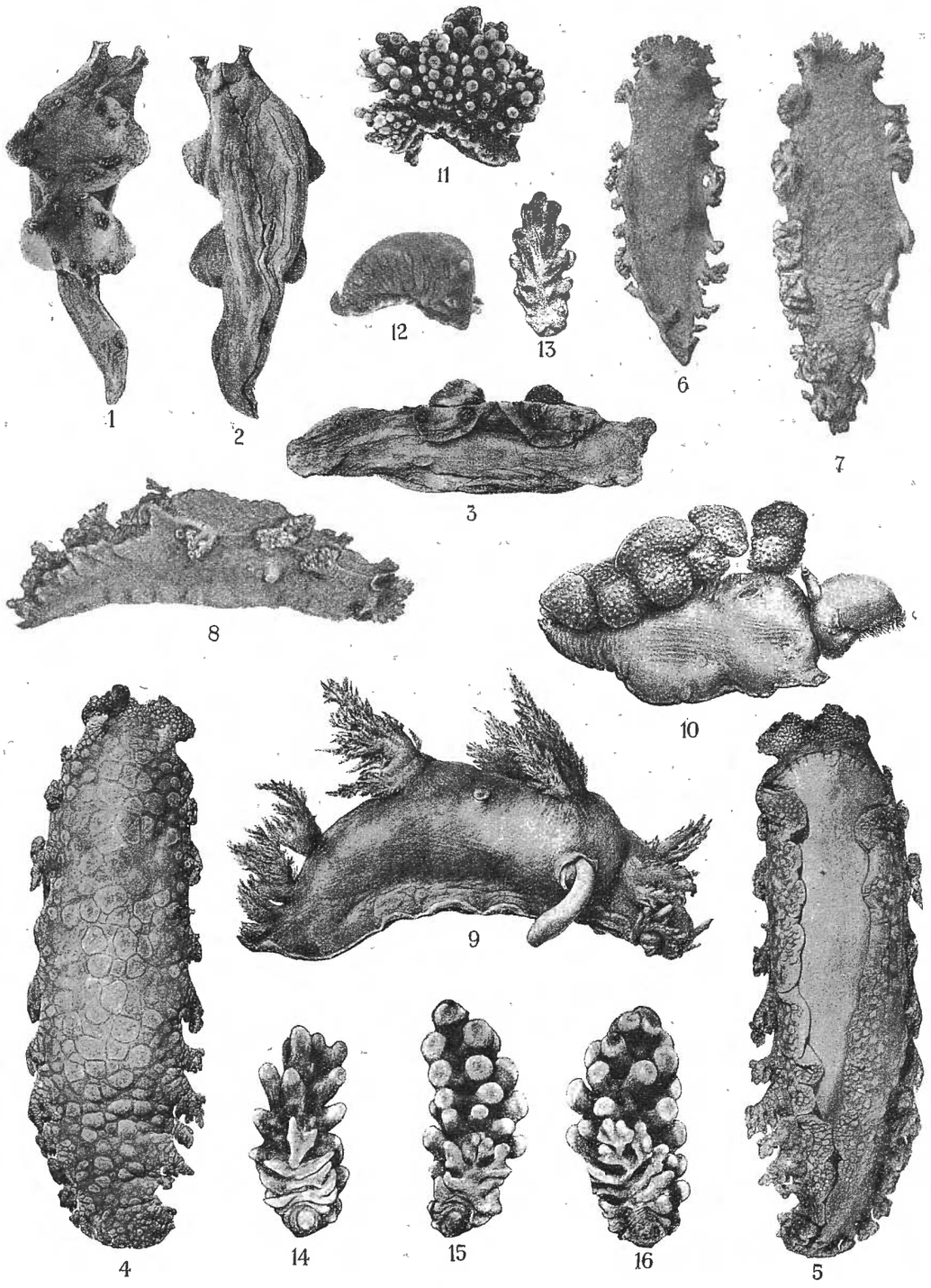
PRUVOT-FOL, A., Notes de systématique sur les Opisthobranches. (*Bull. Mus. Paris*, sér. 2, t. III, n°s 3, 8, 1931.)

— — Opisthobranchiata. Mission Robert.-Ph. Dollfus en Égypte. (*Mém. Inst. Egypte*, vol. 21. Le Caire, 1933.)

— — Les Opistobranches de Quoy & Gaimard. (*Archives du Mus. d'Hist. nat. Paris*, sér. 6, t. XI, 1934.)

SOULEYET, F. L. A., Voyage autour du Monde... « la Bonite ». Zoologie, vol. 2. Paris, 1852.

Pl. I.



FIGS. 1-3. — *Notobryon wardi* n. gen. n. sp. Almost nat. size.
FIGS. 4, 5. — *Marionia pustulosa* n. sp. ¾ of nat. size.
FIG. 6. — *Marionia granularis* n. sp. ×1 ½.
FIGS. 7, 8. — *Marioniopsis rubra* RÜPPELL & LEUCKART. Almost nat. size.
FIG. 9. — *Dendronotus iris* COOPER. ¾ of nat. size.
FIG. 10. — *Melibe pilosa* PEASE. ¾ of nat. size.
FIGS. 11, 12. — *Doto japonica* n. sp. ×3
FIGS. 13-16. — *Doto japonica*. n. sp. Dorsal papillae from inside. ×7.

LA FAMILLE DES *FOLLICULINIDAE* (*INFUSORIA HETEROTRICHA*)

PAR

E. FAURE-FREMIET (Paris).

SOMMAIRE

Pages.

I. Introduction 1130

II. Le genre *Folliculinopsis* (nov. gen.) 1133
a) *F. producta* Wright 1133
b) *F. annulata* Sp. nov. 1136
c) *F. lignicola* Sp. nov. 1138
d) *F. gunneri* Dons. 1140
e) *F. (Mirofolliculina) limnoriae* Giard. 1140
f) *F. ampulla* O. F. Müller et *F. Möbiusi* Kahl. 1142
g) *F. (Pebrilla) paguri* Giard. 1143

III. Le genre *Folliculina* 1146
a) *F. elegans* Clap. et Lach. 1146
b) *F. aculeata* Clap. et Lach. 1148
c) *F. viridis* Wright. 1152
d) *F. simplex* Dons. 1153
e) *F. spirorbis* Dons. 1155

IV. Le genre *Parafolliculina* 1157
a) *P. mirabilis* Dons. 1157
b) *P. hirundo* S. Kent. 1159
c) *P. amphora* Dons. 1161
d) *P. violacea* Giard. 1161

V. Dimorphisme et réorganisation 1165
a) Le cycle de *Folliculina simplex* 1165
b) Le cycle de *Folliculinopsis producta* 1166
c) Réorganisation de l'individu sédentaire chez *Folliculina elegans* ... 1167
d) La vie libre de l'individu migrateur 1168
e) Les colonies linéaires de *Folliculinopsis producta* 1169
f) Morphologie comparée de l'individu migrateur 1171

VI. Conclusions 1171

Index bibliographique 1173

I. — INTRODUCTION

Les Folliculines sont des Infusoires Hétérotriches dont CLARAPÈDE & LACHMANN ont reconnu l'étroite parenté avec les *Stentor* (1); l'organisation des uns et des autres comporte en effet les mêmes caractéristiques générales; l'Infusoire se fixe par son extrémité postérieure, presque toujours amincie, et la forme du corps peut se ramener schématiquement à celle d'un cône allongé dont la base représente l'extrémité antérieure, portant, dans un plan perpendiculaire au grand axe, la bouche et le péristome. La ciliature du corps est constituée par des rangées longitudinales qui se terminent antérieurement au niveau du « champ péristomien » bordé par la frange adorale; lorsque la région postérieure du corps est très amincie, seules quelques rangées ciliaires atteignent le point de fixation, les autres s'interrompant un peu plus haut. Des fibrilles myoïdes, particulièrement développées chez les Stentors, suivent les rangées ciliaires. Tous ces Infusoires contiennent dans leur cytoplasme des granules pigmentaires, de petite dimension, plus ou moins abondants et dont la coloration varie, suivant l'espèce, du jaune au vert bleu, au bleu sombre, ou au pourpre violacé (2).

Les caractères qui distinguent les Folliculines et justifient la création d'une famille spéciale, sont :

1° Le grand allongement de la frange adorale qui délimite un champ péristomien bilobé, très étendu latéralement.

2° La sécrétion d'une coque en forme de flacon dont le col, plus ou moins long et étroit, suivant l'espèce considérée, laisse sortir à l'état d'extension la partie antérieure de l'Infusoire et les deux lobes péristomiens.

3° Un mode de division particulier donnant deux individus différents, l'un sédentaire, du type normal; l'autre nageur et migrateur, d'aspect plus ou moins vermiforme.

4° Des phénomènes de dédifférenciation et de réorganisation qui, après la sécrétion d'une coque par l'individu migrateur récemment fixé, lui permettent de revenir à la structure normale du type sédentaire.

---

(1) Décrits par O.-F. MÜLLER (1786) sous le nom de *Vorticella*, ces Infusoires ont été rangés par LAMARCK dans le genre nouveau *Folliculina*; plus tard, CLARAPÈDE et LACHMANN les dénomment *Freia*, en même temps que STRETHILL WRIGHT les décrit sous le nom de *Lagotia*; K. MÖBIUS (1887) revient au nom générique de *Folliculina*, également adopté par SAVILLE KENT. Je n'insisterai pas ici sur l'historique de ce petit groupe, dont le lecteur trouvera l'exposé dans les mémoires de K. MÖBIUS (1887), A. GIARD (1888), C. DONS (1912), H. SAHRHAGE (1917), etc.

(2) On rattache à la famille des *Stentoridae* quelques formes essentiellement nageuses appartenant aux genres *Climacostomum* et *Fabrea*, dont le péristome se trouve dans un plan oblique par rapport à l'axe du corps, et qui peuvent contenir un pigment analogue; chez *Fabrea salina* ce pigment est noir.

La famille des *Folliculinidae* comprend aujourd'hui environ vint-cinq espèces appartenant aux genres *Folliculina* Lamarck (*Freia* Clap. et Lach.); *Pseudofolliculina* Dons (1915); *Metafolliculina* Dons (1924); *Mirofolliculina* Dons (1927); *Parafolliculina* Dons (1913); *Pebrilla* Giard (1888) et, probablement, *Ascobius* Henneguy (1884); toutes les espèces décrites, sauf une, *Folliculina Boltoni* (dont *Ascobius lentus* Henneguy est probablement synonyme), sont marines. Après les études de C. Dons et de H. Sahrhage, A. Kahl a donné un tableau méthodique de ces diverses espèces; mais cet auteur note que la systématique du groupe est presque toujours fondée sur les caractères morphologiques de la coque; ceci tient au fait que la logette varie beaucoup d'une espèce à l'autre en forme et en dimension, tandis que l'Infusoire lui-même présente une certaine uniformité de structure, les seules différences spécifiques étant dans la dimension du corps, l'abondance et la couleur du pigment, la constitution simple ou multiple du macronucléus.

Cependant, la forme et la dimension de la coque, si caractéristiques qu'elles paraissent être pour une espèce donnée, restent toujours assez variables. Il apparaît souvent très difficile d'identifier une Folliculine d'après sa logette, et l'on risque, en se fondant sur de tels caractères, de multiplier les dénominations spécifiques et de créer de nouvelles synonymies.

Ayant eu l'occasion d'observer quelques Folliculines de l'Atlantique, soit sur la côte bretonne, au Croisic et à Concarneau, soit sur la côte du Massachussets, à Woods Hole, et ayant eu la chance de rencontrer dans la seule station de Concarneau au moins quinze espèces distinctes, qui ont pu être étudiées à l'état vivant, j'ai été conduit à revoir la systématique de cette famille d'Infusoires.

Parmi les caractères d'ordre cytologique qui permettraient de classer les Folliculines, il semble que la structure du macronucléus soit l'un des plus évidents, et l'on peut immédiatement distinguer deux subdivisions, suivant que le macronucleus constitue une masse ovoïde simple située dans la région moyenne postérieure du corps, ou un chapelet longitudinal allongé de petites masses reliées par une même et commune membrane et tout à fait comparable à ce que l'on observe chez le Stentor, par exemple (1). On peut tenter une deuxième subdivision d'après la manière dont l'Infusoire secrète sa coque, soit en une fois, sous forme d'une logette simple, soit en deux temps, avec production d'un rétrécissement annulaire divisant la logette en deux parties inégales; soit en deux temps encore, en formant d'abord une logette simple, puis en allongeant progressivement le col de celle-ci, qui porte dans ce cas des épaississements annulaires ou héli-

(1) Kahl (1932) a discuté l'utilisation de ce caractère telle que Dons l'a déjà envisagée et pense qu'elle conduit à rapprocher des formes très différentes et de type extrême, telles que *Folliculina ampulla* et *Pebrilla paguri*. On peut répondre à cette objection que toutes les espèces de Folliculines, sauf peut-être *F. spirorbis*, qui est fortement simplifiée, sont morphologiquement équivalentes et ne diffèrent entre elles que par de très petites variations autour d'un type moyen, qui peut être à noyau simple ou à noyau multiple.

coïdaux. Tous les autres caractères, relatifs à la dimension de l'individu, à la longueur relative des lobes péristomiens, à la forme de ceux-ci, à la couleur du pigment, à la forme étalée, allongée, relevée, dressée ou irrégulière de la coque et à la dimension relative de son col, n'ont de signification qu'associés les uns aux autres, si l'on veut définir exactement chaque espèce.

C. Dons (1913-1927) a été conduit, du fait de la multiplicité des formes observées, à séparer du genre *Folliculina* (*sensu stricto*) les genres *Pseudofolliculina*, *Metafolliculina*, *Parafolliculina*, à chacun desquels répond une structure particulière de la coque; mais le genre *Folliculina* groupe encore à lui seul treize ou quatorze espèces sur les vingt-cinq qui composent la famille, et celles-ci restent assez difficiles à caractériser spécifiquement. Pour cette raison, je pense qu'il est utile de pousser davantage les subdivisions, et je propose de créer, pour les espèces du genre *Folliculina* qui possèdent un macronucleus en chapelet, le genre nouveau *Folliculinopsis* (1).

Le tableau général de la Famille des *Folliculinidae* se présente alors ainsi :

FAMILLE DES FOLLICULINIDAE

Section I. — *Macronucleus multiple.*

1° Coque couchée en forme de flacon avec un col variable... ... ... Genre *Folliculinopsis* n. gen.
(Coque irrégulière; sous-genre *Mirofolliculina* Dons.)

2° Coque couchée avec des rétrécissements annulaires ... ... Genre *Pebrilla* Giard.

Section II. — *Macronucleus simple.*

3° Coque couchée en forme de flacon avec col variable (comme 1°) ... ... Genre *Folliculina* Lamarck.

4° Coque dressée, tubulaire ... ... Genre *Metafolliculina* Dons.

5° Coque couchée ou dressée, séparée en deux parties (chambre et atrium) par un sillon annulaire ou des membranes operculaires. Genre *Parafolliculina* Dons.

6° Coque dressée supportée par un large pédoncule rigide; avec ou sans membrane operculaire ... ... Genre *Pseudofolliculina* Dons.

On sait, depuis les observations de Strethill Wright, que chez certaines Folliculines tout au moins, l'individu migrateur et l'individu sédentaire qui se séparent au cours de la division normale d'un individu sédentaire initial présentent une structure nettement différente et que l'on doit considérer de ce fait un véritable dimorphisme de l'espèce; j'ai insisté sur ce point dans un précédent travail (1932) et j'y reviendrai plus loin. Ce dimorphisme m'est apparu comme un fait absolument général pour toutes les espèces de la famille des *Folliculinidae*; je décrirai donc pour chacune d'entre elles, dans la mesure que permettent mes observations, la forme sédentaire qui seule est morphologiquement caractéris-

(1) Il est en effet impossible d'utiliser les termes *Freia* ou *Lagotia* qui ont été appliqués en synonymie à des formes à noyau simple (*F. aculeata*) et à noyau multiple (*F. producta*).

tique, et la forme migratrice (individu vermiforme ou lageniforme), en insistant, quand il y a lieu, sur ses caractères particuliers. Après la description des espèces je reviendrai sur la sécrétion de la coque et sur les transformations morphologiques qui assurent le retour de la forme migratrice à la forme sédentaire; j'ai précédemment décrit ces faits chez *Folliculina simplex* Dons (*ampulla* de Clap. et Lach.) et je les ai retrouvés depuis chez *Folliculinopsis producta* Wright, dont j'ai suivi le cycle de division, grâce à des cultures sur lames, et aussi, partiellement, chez d'autres espèces.

La méthode des lames de verre immergées, qui a donné à Möbius (Glasplattenmethode (voir Fauré-Fremiet 1931) des résultats si intéressants, m'a permis d'étudier plusieurs espèces de Folliculines dans des conditions particulièrement favorables tant pour l'observation *in vivo* que pour l'obtention de préparations fixées et colorées (1). Cette technique est cependant insuffisante pour une étude extensive des espèces présentes dans une région donnée. J'ai donc complété mes recherches par l'examen à la loupe binoculaire et sous un fort éclairage, d'un grand nombre d'objets susceptibles de porter des Folliculines : coquilles et cailloux encroûtés par des Bryozoaires et des tubes de Serpuliens; Fucus recouverts de tubes de Spirorbes, de colonies de Bryozoaires et d'Hydraires, etc.; carapaces de différents Crustacés; pièces de bois immergées, etc. Lorsque des Folliculines sont repérées dans ces conditions, il est nécessaire de détacher un fragment de leur support tel que l'on puisse les examiner par transparence à fort grossissement, ou les fixer, les colorer et les monter en préparations utilisables pour l'observation du noyau.

Ayant eu seulement en vue l'étude systématique du groupe, je ne me suis pas arrêté aux méthodes cytologiques, d'application difficile pour beaucoup de ces Infusoires, et j'ai considéré seulement les détails de structure facilement observables, qui permettent de fixer pour chaque espèce des caractères morphologiques typiques. Les figures ont été tracées en utilisant les croquis, dessins ou microphotographies effectués d'après l'Infusoire vivant; le trait qui les accompagne représente, dans tous les cas, la longueur de 100 μ.

II. — GENRE « FOLLICULINOPSIS » (Nov. Gen.)

a) Folliculinopsis producta Wright 1859.

Cette espèce, décrite par E. Stethill Wright sous les noms génériques de *Freya*, puis de *Folliculina*, est l'une des plus grandes parmi les Folliculinides, en même temps que l'une des plus largement répandues.

---

(1) Les lames de verre porte-objets, placées dans des cadres à rainure convenables, étaient immergées, soit dans des bacs à eau de mer courante, comme j'ai pu le faire à Woods Hole, puis à Concarneau, soit dans les bassins du Laboratoire de Concarneau, où l'eau se renouvelle à chaque marée; dans ce dernier cas les cadres sont suspendus au-dessous d'un radeau flottant.

L'individu sédentaire peut atteindre en extension jusqu'à 1.2 millimètres (1200 μ); il paraît alors mince, très élancé et comporte trois régions distinctes; ce sont la partie postérieure, très étroite, allongée en une sorte de pédicule rétractile; le corps proprement dit, contenant le macronucléus en chapelet; le péristome, dont les deux lobes, sensiblement égaux, longs de près de 300 μ, larges de 30 μ environ, se dressent dans le prolongement du corps en s'écartant plus ou moins l'un de l'autre et en incurvant de manière variée leur extrémité apicale (fig. 1).

La frange adorale, après avoir quitté le bord ventral du lobe gauche, contourne obliquement l'entonnoir pharyngien, dans lequel elle décrit au moins un tour et demi de spire.

La coque est formée par une substance hyaline, transparente, non colorée ou très faiblement teintée de gris bleuâtre; elle comporte une chambre couchée et adhérente, longue de 200 à 250 μ, prolongée par un col tubulaire redressé sous un angle de 60° à 90°, long de 450 à 600 μ (ou même davantage, jusqu'à 860 par exemple), large de 65 à 70 μ; ce col est généralement terminé par une collerette faiblement étalée; il porte un sillon hélicoïdal qui semble constitué par le recouvrement partiel d'une longue bande enroulée en hélice régulière, bien visible si l'on arrive à la détourner sur une certaine longueur par une action mécanique.

La ciliature du corps est constituée, en dehors de la frange adorale, par 70 à 80 rangées ciliaires longitudinales, suivant les génératrices du corps; ces rangées se prolongent sur la face externe des deux lobes péristomiens, mais n'atteignent pas toutes l'extrémité postérieure du corps; un certain nombre d'entre elles s'arrêtent au point où le corps se rétrécit pour former le mince prolongement pédonculaire, parcouru dans toute sa longueur par une dizaine de rangées ciliaires seulement. A l'état de contraction totale le corps se raccourcit d'une manière considérable, tandis que la pellicule se plisse transversalement sur toute la longueur du pédicule et que la frange adorale rigide s'incurve en une série de festons. A l'état de demi-extension, l'Infusoire mesure environ 430 à 450 μ et la partie postérieure se trouve repliée sur

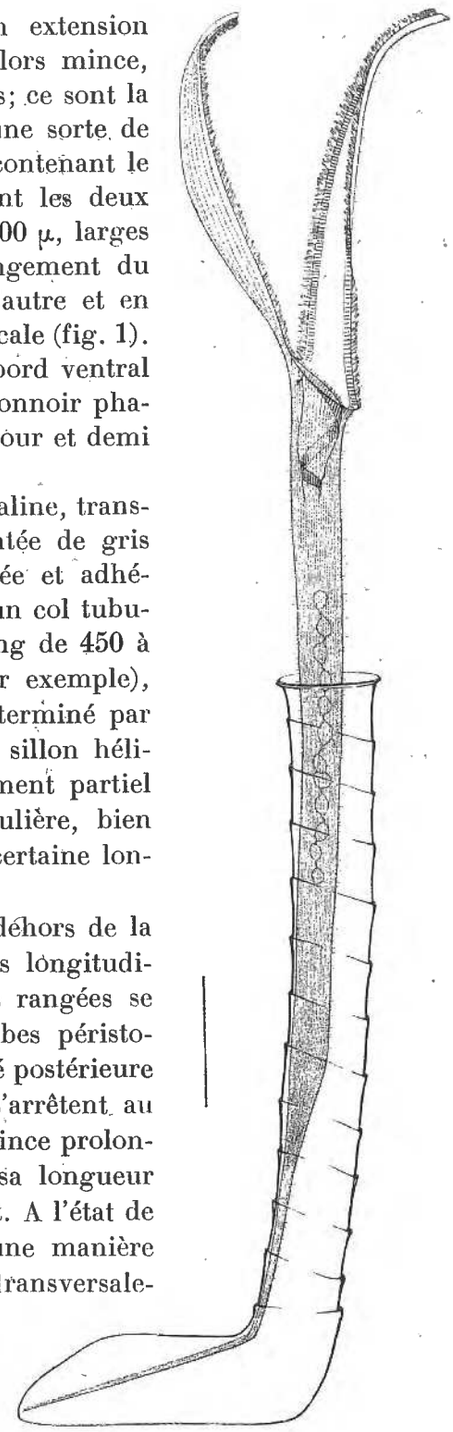


FIG. 1.
Folliculinopsis producta Wright 1859.

elle-même, le prolongement pédonculaire détendu formant quelques tours de spire.

Le protoplasma de *F. producta* est fortement chargé de granules pigmentaires bleu verdâtre qui communiquent à l'Infusoire tout entier une teinte très accentuée, donnant à l'éclairage par réflexion une fluorescence pourpre. Le macronucléus est constitué par une douzaine d'articles de forme sphérique ou ovoïde, mesurant 14 à 15 μ de diamètre.

L'individu migrateur ou lagéniforme, de forme cylindrique, arrondi à l'extrémité postérieure, légèrement rétréci en une sorte de cou vers l'extrémité antérieure, qui porte le péristome, mesure 175 à 200 μ de long (l'allongement étant d'ailleurs variable) sur 50 μ de diamètre transversal moyen.

Le péristome de l'individu lagéniforme est apical et situé dans un plan légèrement oblique par rapport à l'axe du corps; il est limité par un bourrelet qui s'épaissit en un point pour former une sorte de bouton apical. La frange adorale dessine, non point un anneau, mais un tour de spire; il n'existe aucune invagination pharyngienne, aucune trace d'une ouverture buccale. L'absence du cytostome empêche de déterminer à première vue l'orientation de la frange adorale; cependant, on peut supposer que sous cette forme réduite elle présente les mêmes caractéristiques morphologiques que chez l'individu sédentaire et chez tous les Infusoires Hétérotriches, c'est-à-dire qu'elle décrit une spirale lévogyre. On dira dès lors que la frange adorale prend naissance au-dessous et sur le côté gauche du bouton apical et que, suivant le bourrelet péristomien, en tournant vers la gauche, elle décrit, en s'amincissant peu à peu, en s'inclinant et en s'élevant sur le côté droit du bouton où elle se termine, un tour de spire complet.

La ciliature somatique est constituée par les mêmes rangées ciliaires longitudinales que l'on observe chez l'individu sédentaire; celles-ci sont orientées longitudinalement ou, plus souvent encore, affectent une disposition légèrement spiralée due à des mouvements généraux de torsion du corps.

La pigmentation de l'individu migrateur est toujours plus forte que celle de l'individu inquilin et particulièrement accentuée à l'extrémité antérieure, qui apparaît d'un bleu noir opaque; les granules pigmentaires sont, comme à l'ordinaire, disposés par bandes entre les rangées ciliaires ou dispersés dans tout le cytoplasma. Pendant la sécrétion de la coque, la forte pigmentation sous-péristomienne s'étend à toute la région du cou, qui fonctionne comme une zone sécrétrice (Stethill Wright 1862). Pendant cette sécrétion, et au fur et à mesure de l'allongement du col, l'individu lagéniforme s'allonge, tandis que l'extrémité péristomienne reste étalée comme le chapeau d'un champignon ou une tête de clou.

Folliculinopsis producta a été parfois décrite sous le nom de *Folliculina ampulla*. C'est une espèce très largement répandue sur les côtes de la Manche, de l'Atlantique et de la Méditerranée, sur la côte américaine de l'Atlantique

(Woods Hole, baie de Chesapeake), dans le Pacifique (côtes des îles Samoa, d'après les préparations de Potts étudiées par Chatton).

Elle se développe très facilement et très abondamment dans les aquariums marins et d'une manière particulièrement commode sur lames de verre immergées (« Glasplattenmethode » de Möbius ; Fauré-Fremiet 1931). On la trouve, sans aucune spécificité d'habitat, fixées sur des objets très divers : Algues, Bryozoaires, Coquilles, tubes d'Annélides, etc., aussi bien dans la zone des marées que par des fonds de 15 à 20 mètres ou plus. Andrews (1914, 15, 20) observe une Folliculine qui est très certainement *F. producta* et montre qu'elle peut se développer abondamment dans les eaux saumâtres de quelques branches latérales de la baie de Chesapeake.

b) **Folliculinopsis annulata** Sp. nov.

F. annulata est une Folliculine dont la coque présente un long col dressé tel que l'on pourrait la confondre de prime abord avec *F. producta,* n'étaient la couleur grisâtre de la loge et l'aspect segmenté du col.

L'individu sédentaire n'a jamais été observé avec les lobes péristomiens étalés en dehors de la coque; peut-être doit-on considérer ce fait comme une des caractéristiques de l'espèce et admettre qu'en extension complète l'individu reste entièrement dans la logette (fig. 2). Dans cet état, dont il est impossible d'affirmer qu'il correspond à une demi-extension ou bien à une extension totale, l'individu sédentaire est mince et allongé; sa longueur totale atteint ou dépasse 650 μ pour un diamètre moyen de 23 à 25 μ. Comme chez *F. producta,* on distingue une région postérieure amincie en une sorte de pédoncule assez court (70 à 90 μ), le corps proprement dit, et les lobes péristomiens, longs de 180 à 190 μ. Les lobes péristomiens, légèrement inégaux, sont dressés parallèlement l'un à l'autre; leur extrémité libre se prolonge en pointe. La frange adorale, bien développée, contourne l'infundibulum pharygien, puis trace à l'intérieur de celui-ci un tour et demi de spire. La ciliature somatique est constituée par 28 à 30 rangées ciliaires longitudinales. Le cytoplasma contient des granules pigmentaires de couleur bleu verdâtre, assez dispersés pour ne donner au corps qu'une teinte pâle; les bandes pigmentaires situées entre les rangées ciliaires sont peu denses. Le macronucleus forme un long chapelet comportant une vingtaine d'articles ovoïdes dont le petit diamètre n'excède pas 9 μ et le grand 15 μ.

La coque comporte une chambre couchée et adhérente longue de 250 à 300 μ et se redressant en un col plus ou moins flexueux, long de 400 à 500 μ et large de 45 à 50 μ. Les parois de la chambre et du col sont transparentes, de couleur gris sale; elles portent parfois des épaississements longitudinaux irréguliers; le col est plus ou moins recouvert à l'extérieur par des particules étrangères fortement adhérentes et porte toujours des sillons annulaires et non hélicoïdes comme chez la plupart des autres espèces de Folliculines. Ces sillons, d'ailleurs peu marqués, séparent des segments, de longueur assez constante,

caractérisés par un épaississement annulaire de la paroi du col, qui donnent à celui-ci un aspect caractéristique. Enfin il existe d'une manière absolument constante une sorte de col intérieur assez court formé par une membrane mince qui se sépare de celle de la chambre au point où celle-ci commence à se redresser et forme un tube, ou mieux un tronc de cône adhérent à la face dorsale interne du col proprement dit, mais indépendant de celui-ci sur toutes ses autres faces. A l'état de rétraction complète, l'Infusoire se retire entièrement à l'intérieur de cette formation, qui ne fonctionne jamais comme un opercule obturateur. En demi-extension, les lobes péristomiens s'étalent dans le col interne et dépassent légèrement hors de son orifice; la frange adorale est alors légèrement contournée, mais ses cils battent et provoquent un courant liquide. Cette position de l'Infusoire semble indiquer que l'état allongé à l'intérieur du col proprement dit correspond réellement à l'extension complète.

L'individu migrateur n'a pas été observé, non plus que les stades de division ou de sécrétion de la loge.

Folliculinopsis annuplata ne paraît pas être une espèce très fréquente. Je l'ai trouvé cependant en assez nombreux exemplaires sur des coquilles ou des cailloux dragués à l'entrée de la baie de la Forêt, par des fonds de 15 à 20 mètres. Leur habitat est toujours constiué par des colonies de Bryozoaires tels que les Membranipores, dont il faut briser le têt calcaire pour dégager l'Infusoire installé, soit à l'intérieur des loges vides, soit entre les Zoecies. Souvent les *F. annulata* se disposent au nombre d'un à cinq ou six, dans les thèques vides de Tubulipores; dans ce cas, la loge est presque droite, la chambre et le col dans le prolongement l'un de l'autre. Cette espèce est toujours associée à *Parafolliculina mirabilis* Dons, qui partage le même habitat; mais, tandis que j'ai obtenu facilement des cultures sur lame de verre de cette dernière espèce, je n'ai jamais observé la fixation sur un tel support des *Folliculinopsis annulata* qui lui étaient associés.

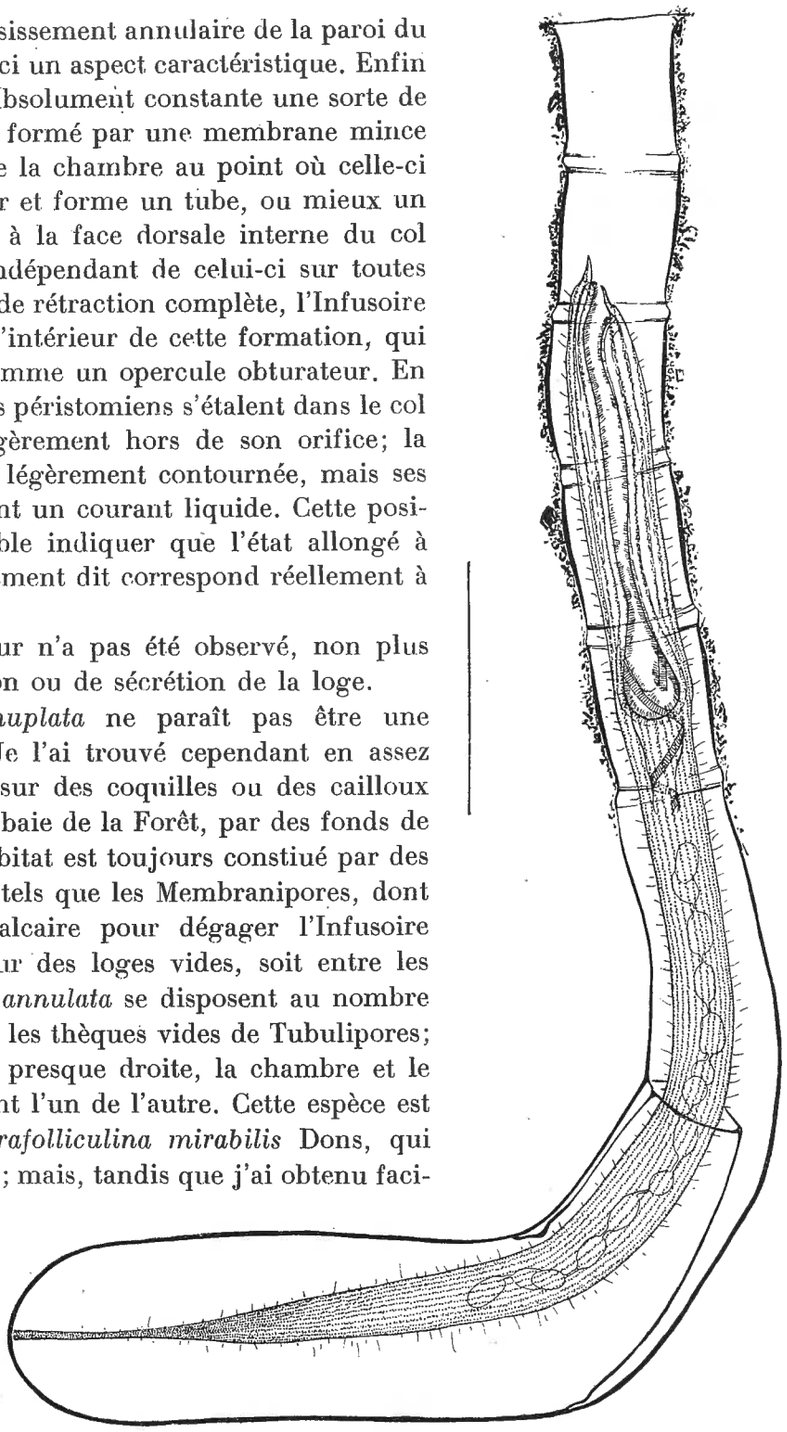


FIG. 2. — *Folliculinopsis annulata*. Sp. nov.

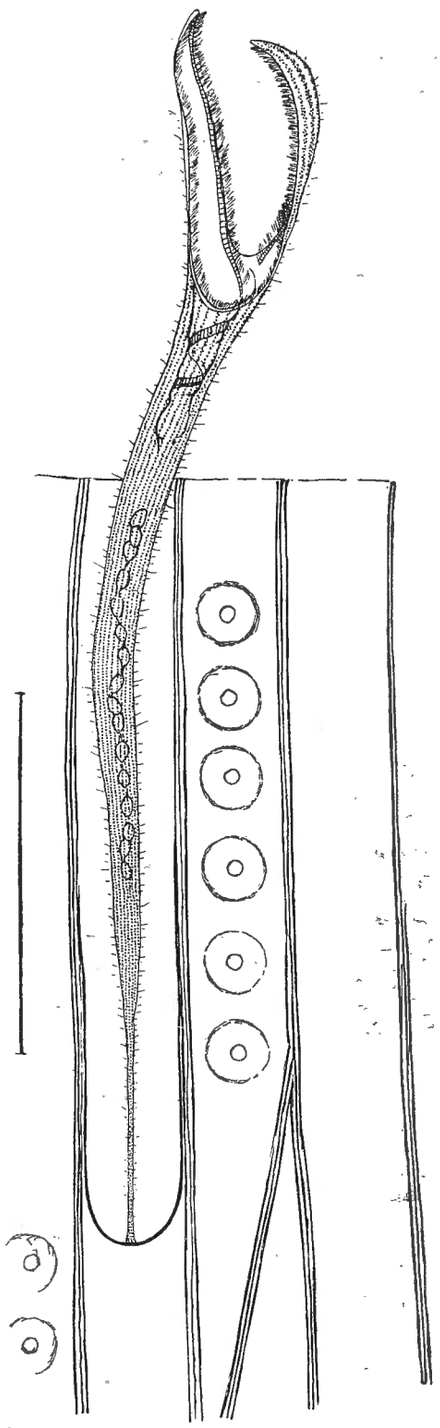


FIG. 3. — *Folliculinopsis lignicola*. Sp. nov.

c) **Folliculinopsis lignicola** Sp. nov.

F. lignicola est avec *Folliculina spirorbis* Dons l'une des plus petites formes de la famille; mais, à l'inverse de cette dernière espèce, elle montre, malgré sa petite taille, une structure absolument typique.

L'individu sédentaire seul a été observé; en extension totale il mesure environ 350 μ de long, tandis que son diamètre moyen est de 8 à 15 μ. Sa forme générale est identique, à la dimension près, à celle des *Folliculinopsis producta* et *annulata*; les lobes péristomiens, dressés dans le prolongement du corps, mesurent 70 à 90 μ de long. La frange adorale, très étroite, parcourt normalement le bord interne des deux lobes et décrit deux tours de spire dans l'infundibulum pharyngien. La ciliature somatique comporte 26 à 30 rangées ciliaires longitudinales (Fig. 3).

Les granules pigmentaires sont dispersés dans le cytoplasma ou disposés dans l'ectoplasma en bandelettes situées entre les rangées ciliaires; ils communiquent à l'ensemble du corps une teinte bleu verdâtre faible, mais très nette.

Le macronucleus en chapelet comporte une quinzaine d'éléments ovoïdes ou sphériques dont le grand diamètre n'excède pas 4 à 5 μ.

L'habitat de cette Folliculine est très particulier; je ne l'ai trouvée jusqu'à présent que dans les vieux bois d'épaves immergés dans le port de Concarneau et attaqués par *Limnoria lignorum*. L'Infusoire est logé à l'intérieur des tubes ponctués du bois lorsque ceux-ci sont coupés transversalement ou obliquement par les galeries de l'Isopode; la coque de la *Folliculinopsis* est très mince et incolore; appliquée à la surface interne des tubes ponctués, elle n'est bien visible que par son fond hémisphérique qui cloi-

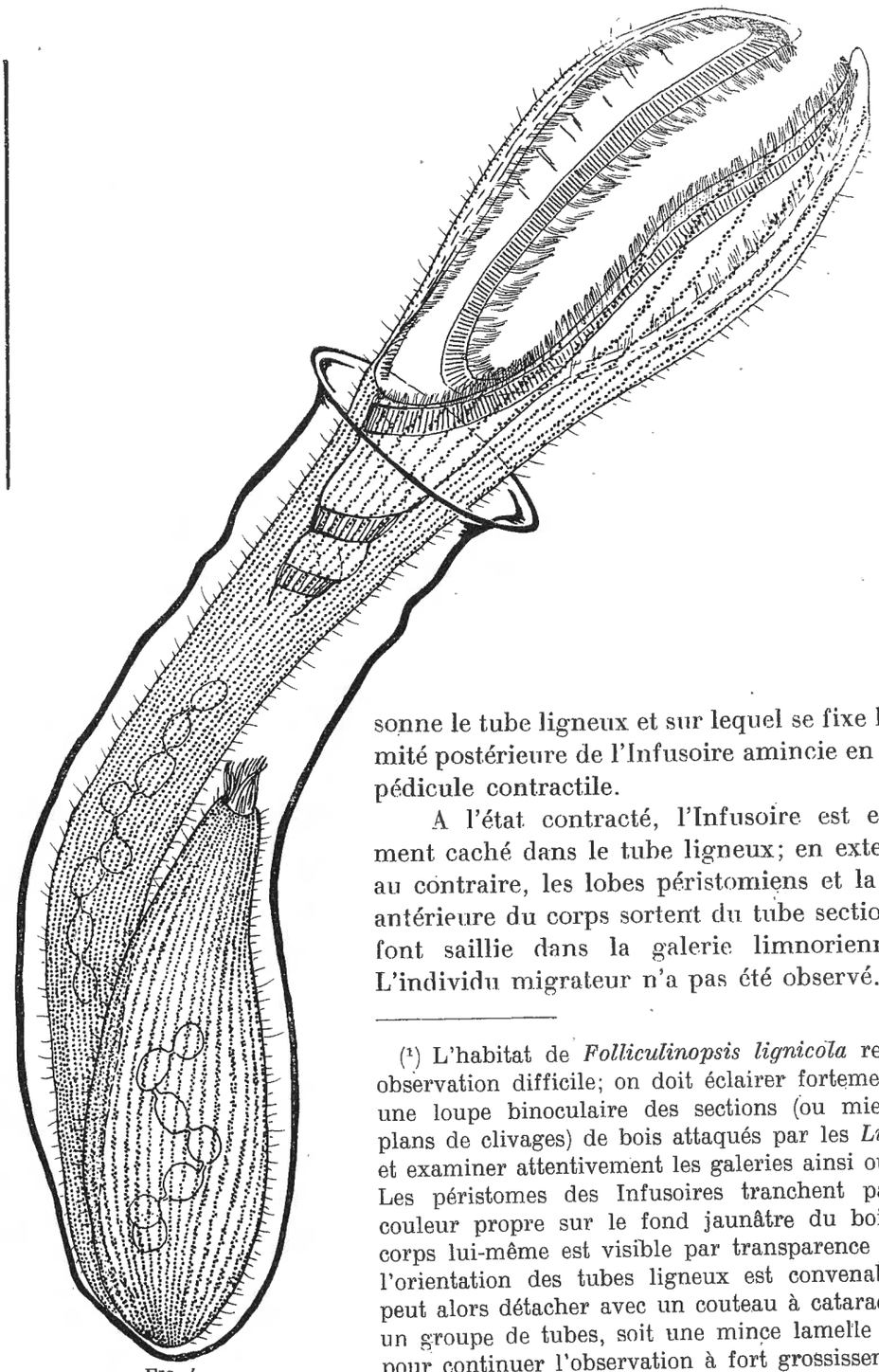


FIG. 4.
Folliculinopsis gunneri Dons 1927.

sonne le tube ligneux et sur lequel se fixe l'extrémité postérieure de l'Infusoire amincie en un fin pédicule contractile.

A l'état contracté, l'Infusoire est entièrement caché dans le tube ligneux; en extension, au contraire, les lobes péristomiens et la partie antérieure du corps sortent du tube sectionné et font saillie dans la galerie limnorienne (1). L'individu migrateur n'a pas été observé.

(1) L'habitat de *Folliculinopsis lignicola* rend son observation difficile; on doit éclairer fortement sous une loupe binoculaire des sections (ou mieux des plans de clivages) de bois attaqués par les *Limnoria* et examiner attentivement les galeries ainsi ouvertes. Les péristomes des Infusoires tranchent par leur couleur propre sur le fond jaunâtre du bois et le corps lui-même est visible par transparence lorsque l'orientation des tubes ligneux est convenable. On peut alors détacher avec un couteau à cataracte, soit un groupe de tubes, soit une mince lamelle de bois pour continuer l'observation à fort grossissement ou effectuer une fixation et une coloration.

d) **Folliculinopsis gunneri** Dons 1927.

L'individu sédentaire atteint en extension environ 350 μ de longueur totale; les lobes péristomiens, longs de plus de 100 μ, sont terminés par une pointe protoplasmique mousse qui dépasse un peu le bord externe de la frange adorale incurvée. La cavité pharyngienne est largement développée en un entonnoir mesurant près de 50 μ de profondeur, dans lequel la frange adorale décrit presque trois tours de spire avant de s'engager sur le bord ventral du lobe péristomien gauche. Le corps porte environ 50 rangées ciliaires longitudinales entre lesquelles sont disposées des rangées de granules pigmentaires bleu foncé. Le macronucleus comporte 8 à 10 articles mesurant 6 à 7 μ de diamètre (fig. 4).

La coque mesure 210 à 220 μ de longueur totale; sa paroi est épaisse, de couleur gris jaunâtre; la forme générale est celle d'un flacon dont la panse, ovoïde et légèrement aplatie, adhérente au support sur une partie de sa longueur, se redresse doucement et se continue par un col large, cylindrique, ordinairement long de 80 à 100 μ; il est parfois marqué de plissements irréguliers et s'élargit à son extrémité distale en une collerette peu étalée dont le diamètre atteint 60 μ environ.

L'individu lagéniforme migrateur, de forme ovoïde très allongée, avec un péristome apical réduit à un tour de spire, est très fortement coloré en bleu-noir par l'abondance des granules pigmentaires.

Cette espèce a été trouvée par C. Dons sur la face ventrale de *Limnoria lignorum* (côtes de Norvège). Je l'ai trouvée à Concarneau sur la paroi des galeries de *Limnoria*; il est probable que cet habitat n'est pas spécifique, et la même espèce se retrouve sur les téguments de Crabes sacculinés (*Carcinus moenas*) avec *Folliculina viridis*, ainsi que sur *Porcellana platycheles*. Elle ne doit pas être confondue dans ce cas avec les formes courtes de *Folliculinopsis ampulla* ou *Möbiusi*, dont l'aspect est de prime abord semblable.

Les dimensions indiquées par Dons pour les formes norvégiennes, soit 200 à 250 μ pour la coque, sont voisines de celles des formes de Concarneau; cet auteur note que les segments du macronucleus, peu nombreux, n'excèdent guère le nombre sept.

e) **Folliculinopsis (Mirofolliculina) limnoriae** Giard 1883-1888.

Cette espèce a été observée par A. Giard sur la côte du Boulonnais (Wimereux) : « Presque chaque exemplaire de *Limnoria* porte, dit-il, sous la partie dorsale des anneaux du pléon, trois, quatre, cinq exemplaires de *Folliculina*, souvent disposés à droite et à gauche, de façon presque symétrique. Ces Infusoires symbiotes profitent ainsi du courant produit par les lames respiratoires de l'Isopode. »

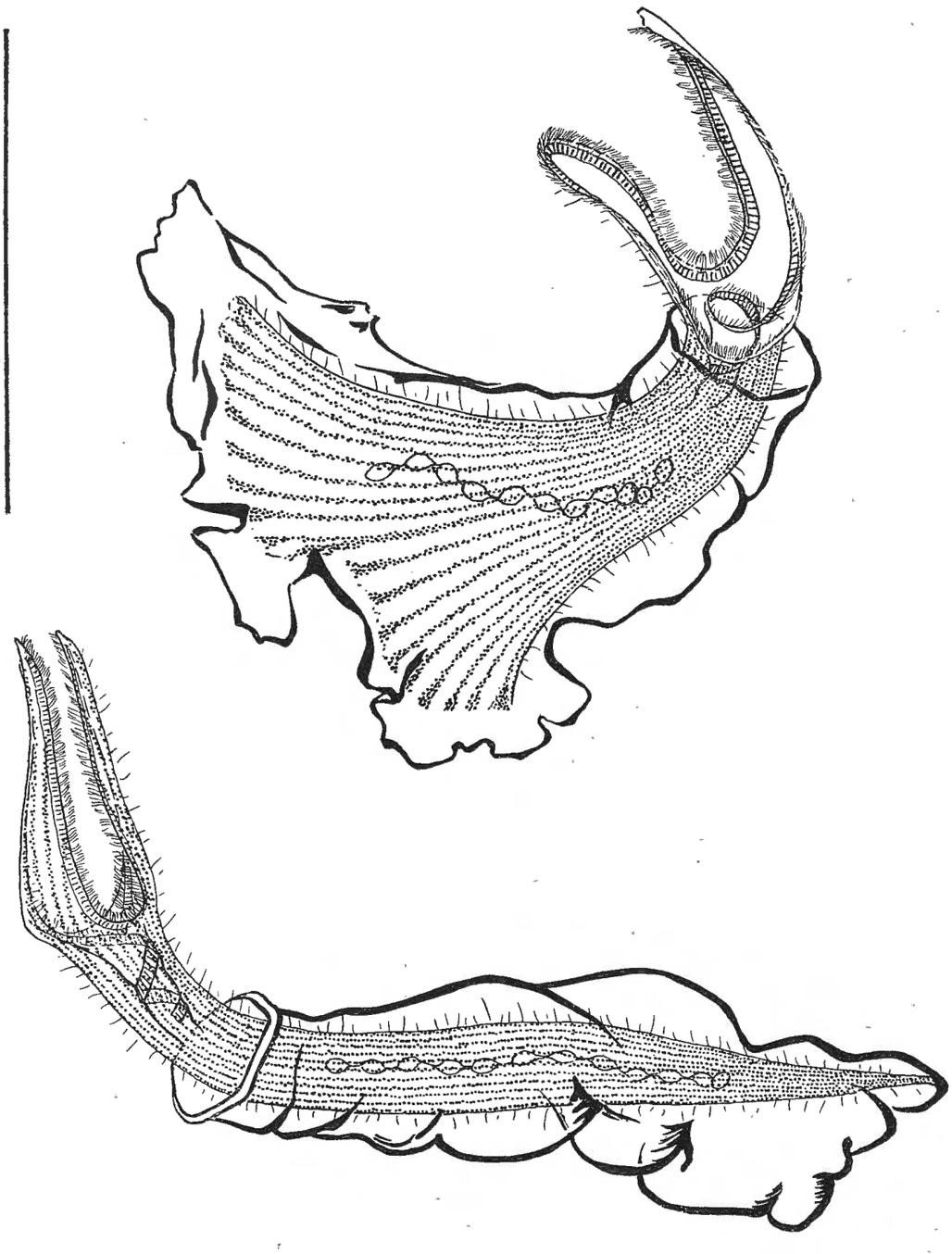


FIG. 5. — *Folliculinopsis* (*Mirofolliculina*) *limnoriae* Giard 1883-1888.

En plus de son habitat, qui semble rigoureusement spécifique, cette espèce est caractérisée par une coque à col court, sans collerette, dont la chambre, de forme irrégulière, s'étale plus ou moins largement sur le tégument avec des expansions latérales digitées. Ce caractère a fait créer par C. Dons (1927) le genre *Mirofolliculina* pour une forme probablement identique à celle du Boulonnais, observée sur les côtes de Norvège; cependant, la figure qui accompagne la description très succincte de Giard montre un macronucleus ovoïde unique, tandis que Dons indique un macronucleus multiple, comme chez la forme Concarneau, qui appartient de ce fait au genre *Folliculinopsis* tel qu'il est défini ici (1).

J'ai trouvé *Folliculinopsis limnoriae* dans l'exacte position décrite par Giard sur le pléon des *Limnoria lignorum* infestant de vieux bois d'épaves échouées dans le port de Concarneau.

L'Infusoire sédentaire mesure en extension 210 à 230 μ de longueur; les lobes péristomiens s'étendent presque parallèlement l'un à l'autre et ne dépassent guère la longueur de 60 μ.

La coque de forme très irrégulière, souvent moulée sur les irrégularités du tégument de l'Isopode, ou déprimée au contact des poils qui le recouvrent, est constituée par une paroi épaisse, colorée en brun verdâtre. Elle forme une chambre irrégulièrement ovoïde, presque entièrement adhérente et rétrécie antérieurement en un col très court, mal délimité, dont l'ouverture, dépourvue de collerette, est inclinée vers le côté dorsal. La longueur de la coque varie de 130 à 170 μ.

L'Infusoire est ordinairement fixé par son extrémité inférieure, amincie au fond de l'une des digitations postérieures de la loge; il peut cependant s'étaler largement à sa base, comme le figure C. Dons. Les stries ciliaires sont au nombre d'une trentaine. Le macronucléus est constitué par une douzaine d'articles ovoïdes.

Giard a figuré l'individu migrateur dans une loge; je n'ai pas eu l'occasion de l'observer moi-même.

f) Folliculinopsis ampulla O. F. Müller (Möbius, 1885) et F. Moebiusi Kahl (1932).

La dénomination spécifique *ampulla* a été certainement appliquée par différents auteurs à des Folliculines d'espèces différentes et insuffisamment décrites; de sorte qu'il est très difficile de savoir à quelle forme cette appellation doit être réservée (2). Les indications recueillies par C. Dons (1912) sur la forme de la loge chez *F. ampulla* sont insuffisantes, car les figures et les mensurations données par cet auteur peuvent s'appliquer à différentes espèces de *Folliculina* et de *Follicu-*

(1) La figure de Giard se réfère peut-être à un individu en préparation à la division.

(2) J'ai donné ce nom tout à fait à tort à *Folliculina simplex* Dons, en me référant aux figures de Claparède et Lachmann et en insistant sur le caractère provisoire de cette dénomination et sur la nécessité d'une revision de la systématique du groupe tout entier (Fauré-Fremiet, 1932).

linopsis. Il n'en est pas de même pour l'espèce de la baie de Kiel, si complètement décrite par K. Möbius (1887) et plus récemment par Sahrhage (1917), mais pour laquelle Kahl (1932) a créé l'espèce nouvelle *Möbiusi* (1).

Chez cette espèce, la coque, de forme ovoïde allongée, et de contour très régulier, se rétrécit antérieurement en un col très court, qui s'épanouit aussitôt en collerette; elle mesure environ 500 μ de long; sa membrane, très épaisse, est colorée en brun jaunâtre. L'Infusoire mesure près d'un millimètre en extension complète; les lobes péristomiens sont très développés, le pharynx profond (2); la couleur générale du corps est bleu verdâtre. Le macronucleus moniliforme comporte une douzaine d'articles. L'individu migrateur, vermiforme comme chez *Folliculinopsis producta*, a été bien étudié et figuré, ainsi que les premiers stades de la sécrétion de la coque.

Je n'ai pas rencontré cette forme, qui paraît être assez bien définie et qui appartiendrait au genre *Folliculinopsis*, d'après la forme du noyau.

Je n'ai jamais non plus rencontré la petite forme pour laquelle Kahl réserve la dénomination *ampulla* et qui ne se distingue guère de *Folliculina simplex* Dons que par son noyau multiple.

g) Pebrilla paguri Giard.

Giard (1888) a créé le genre *Pebrilla* pour une grande Folliculine commensale d'*Eupagurus bernhardus* et dont la coque présente un étranglement médian assez particulier; du fait de son noyau moniliforme, cette espèce pourrait aussi bien entrer dans le genre *Folliculinopsis* tel qu'il est envisagé ici, mais il vaut mieux conserver la dénomination générique proposée pour cette forme, dont les caractères sont assez spéciaux.

L'individu sédentaire (fig. 6) mesure en extension complète (3) près de 600 μ de hauteur et 80 à 110 μ de largeur. Les lobes péristomiens mesurent 180 à 200 μ. Le corps est un ovoïde très allongé, légèrement rétréci en une sorte de cou incurvé du côté dorsal au-dessus du péristome. Celui-ci s'étale largement et les deux lobes sont réunis l'un à l'autre par une sorte de velum dorsal dont le bord est soutenu par la frange adorale. Du côté ventral, les bords des deux lobes se

(1) Les belles figures de Möbius montrent une disposition probablement erronée de la frange adorale, dont l'extrémité droite, au lieu de s'arrêter au bord de la dépression pharyngienne, pénètre dans celle-ci et y dessine un tour de spire intriqué avec le tour de spire normal formé par l'extrémité gauche de cette frange.

(2) Quelques figures de Möbius représentant différentes formes de logettes fixées sur des lames de verre correspondent peut-être à d'autres espèces. C'est ainsi que les figures 6 et 7, montrant un col intérieur (Nebenhals), se rapportent, soit à un processus anormal dans la sécrétion de la loge que j'ai pu observer avec des individus de *Folliculinopsis producta* conservés dans un microaquarium, soit à une espèce telle que *Folliculinopsis annulata*, qui présente normalement cette particularité.

(3) Giard a décrit cette espèce d'après des exemplaires fixés.

rejoignent au bord de l'infundibulum pharyngien, très profond, dans lequel l'extrémité gauche de la frange décrit un tour et demi d'une spire allongée. Le bord ventral du lobe droit se replie en quelque sorte sur lui-même, de telle manière que l'extrémité droite de la frange ciliaire se termine, non point en avant de la cavité pharyngienne, mais sur son côté.

La ciliature somatique comporte environ quatre-vingts rangées ciliaires séparées par des bandes ectoplasmiques faiblement pigmentées. Le corps est légèrement coloré en bleu verdâtre par de fins granules pigmentaires très dispersés dans toute la région moyenne et antérieure, tandis qu'à l'extrémité postérieure les granules, accumulés en masse plus dense, déterminent une coloration bleu-noir par transparence, pourpre par réflexion.

Le macronucleus est un chapelet comportant une douzaine de segments ovoïdes mesurant 9 à 12 μ.

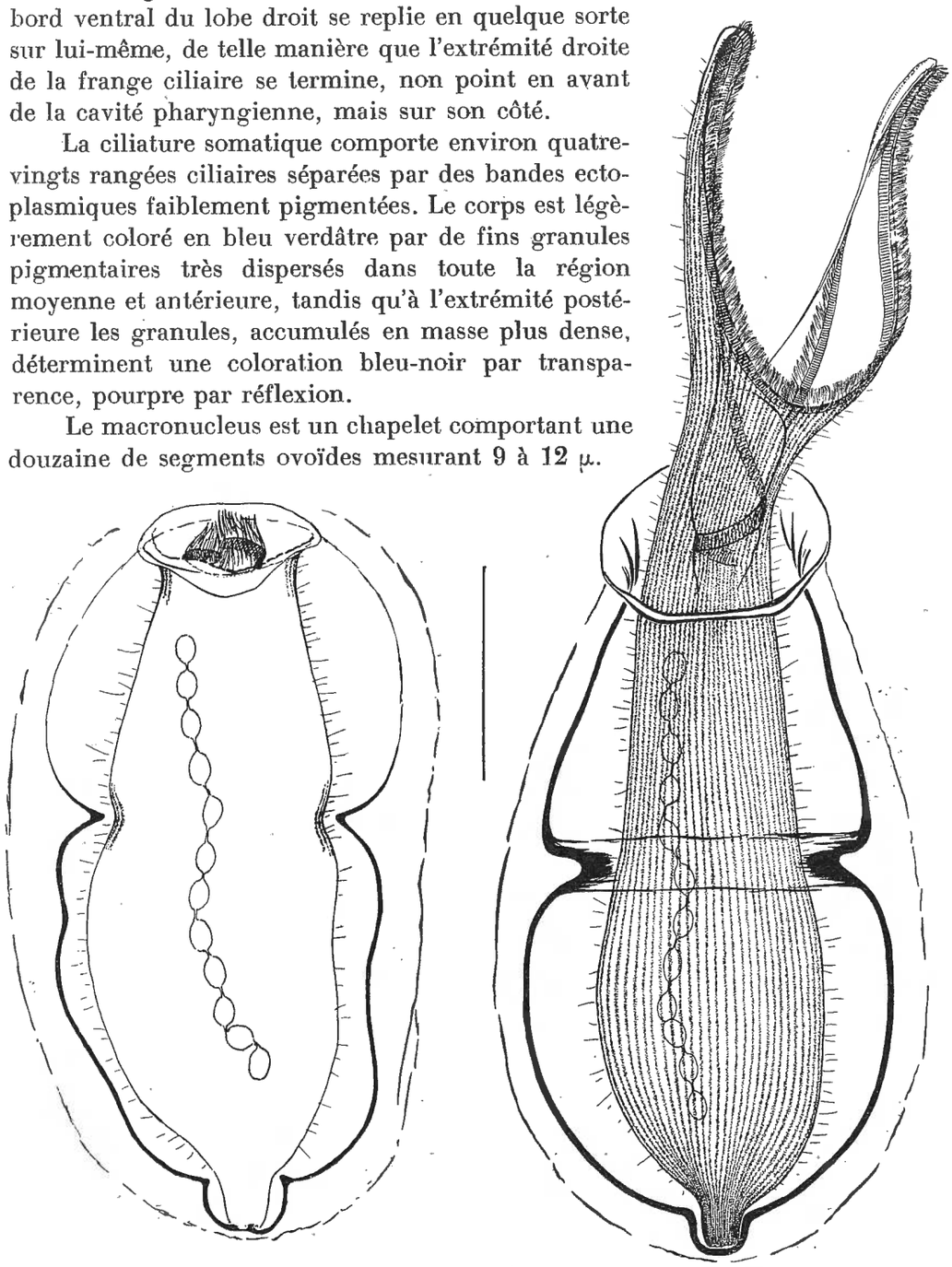


FIG. 6. — *Pebrilla paguri* Giard.

La coque est entièrement couchée et largement adhérente au tégument abdominal du *Pagurus*. Sa longueur totale atteint 360 à 400 μ et sa plus grande largeur 170 μ; mais elle est entourée par une larme adhérente qui l'auréole largement tout autour.

Le contour général de la loge est ellipsoïdal; mais la chambre est brusquement rétrécie en son milieu par un étranglement au niveau duquel la paroi est fortement épaissie et intensément colorée en brun-noir. Profondément marqué de part et d'autre, cet étranglement s'atténue sur la face dorsale, où il n'est plus guère marqué que par une bande épaissie et fortement teintée; cette ceinture partage la logette en deux compartiments, l'un postérieur et l'autre antérieur.

Le compartiment postérieur présente lui-même un épaississement annulaire qui limite une très petite chambre terminale. Le compartiment antérieur, de forme générale tronconique, s'évase brusquement en une collerette assez large, inclinée et redressée dorsalement.

L'individu migrateur n'a pas été observé pendant sa vie libre; très fortement pigmenté, suivant la règle, il s'aplatit au contact du tégument de son hôte pendant la sécrétion de la loge. Une large lame adhérente est d'abord produite et constitue la sole sur laquelle la coque est ensuite édifiée en deux temps. La chambre postérieure et son bouton terminal sont sécrétés jusqu'au sillon médian, cependant que la chambre antérieure n'est ébauchée que par une très fine membrane (fig. 6); à ce moment, le péristome apical rudimentaire, dépourvu de bouche, comme chez toutes les autres espèces de Folliculines, s'invagine légèrement au milieu d'une large collerette constituée par un repli de la paroi du corps. Au-dessous de celle-ci le corps est aminci en un « cou » fortement pigmenté correspondant à une zone sécrétante. Une seconde zone semblable s'observe au milieu du corps sous la forme d'une ceinture pigmentée au niveau de laquelle la paroi du sillon transversal va s'épaissir peu à peu.

Pebrilla paguri a été trouvé par Giard sur des échantillons parasités d'*Eupagurus bernhardus* provenant du Pouliguen et de Roscoff; je l'ai trouvé assez fréquemment dans la région de Concarneau, sur l'abdomen de *Clibanarius misanthropus*, aussi bien que d'*Eupagurus bernhardus*, soit sous forme d'individus solitaires, soit sous forme de groupes de 4 à 7 individus. Comme le supposait Giard [1], il n'existe aucune relation nécessaire entre la présence de ce commensal et celle d'un parasite vrai tel que le *Peltogaster*.

Jamais *Pebrilla paguri* n'a été observé ailleurs que sur l'abdomen de Pagures; pas même sur la face interne des coquilles dans lesquelles ceux-ci s'abritent; il apparaît donc que son habitat est très étroitement déterminé.

---

[1] Cet auteur avait observé *Pebrilla* sur des Pagures recueillis et conservés comme porteurs de *Peltogaster* et de *Phryxus*.

III. — GENRE « FOLLICULINA »

a) **Folliculina elegans** Clap. et Lach.

Folliculina elegans est probablement une espèce très largement répandue, mais que l'on a souvent décrite, d'après le seul aspect de sa loge, sous le nom de *F. ampulla*; l'existence d'un noyau simple, sphérique ou ovoïde lève toute incertitude si l'on admet, avec Möbius et avec Kahl, que *F. ampulla* possède un noyau moniliforme dont on a fait ici la caractéristique du genre *Folliculinopsis*.

L'espèce que je crois pouvoir décrire sous le nom de *F. elegans* est très fréquente à Concarneau (fig. 7). L'individu sédentaire mesure, en extension totale,

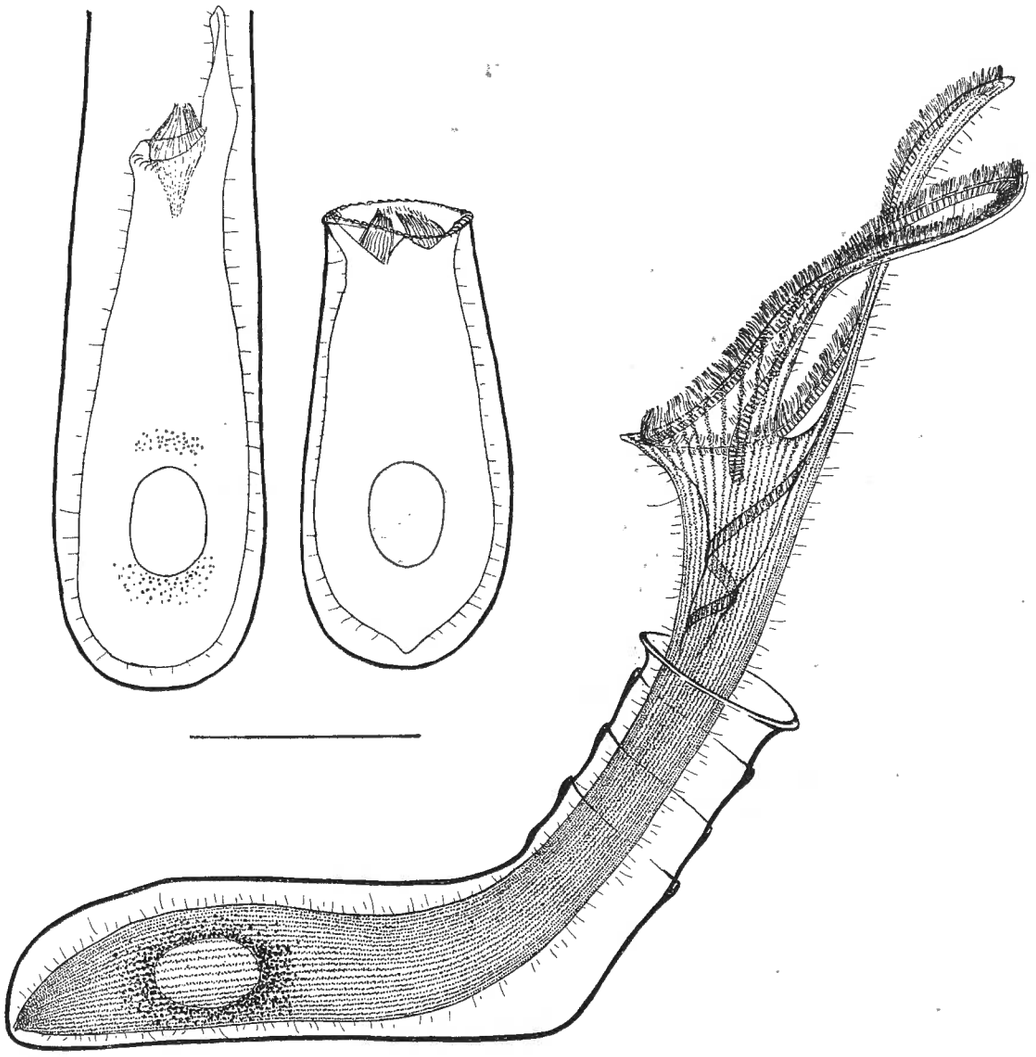


Fig. 7. — *Folliculina elegans* Clap. et Lach.

environ 600 μ de longueur; le corps présente une partie postérieure fusiforme ou ovoïde, toujours assez large, contenant le noyau; il s'amincit ensuite en une sorte de cou rétractile qui s'élargit au niveau du pharynx, puis s'évase en un large entonnoir prolongé à droite et à gauche par les lobes péristomiens; ceux-ci, longs de 160 à 180 μ environ, terminés par une large extrémité arrondie ou légèrement acuminée, peuvent se redresser dans le prolongement de la face ventrale du cou, ou s'incliner plus ou moins fortement par rapport à celle-ci.

La frange adorale décrit dans l'infundibulum pharyngien deux larges tours de spire, borde les côtés du lobe gauche, puis tend en une large courbe le bord dorsal de l'entonnoir péristomien avant de remonter sur le lobe droit et de se terminer sur le côté de la cavité pharyngienne.

La ciliature somatique se compose d'environ quatre-vingts rangées ciliaires parallèles.

L'Infusoire tout entier est fortement coloré en bleu verdâtre par l'abondance des grains de pigments dispersés dans le cytoplasme ou dans les bandes ectoplasmiques interciliaires. Un nuage pigmentaire particulièrement dense occupe la partie postérieure du corps ou entoure le noyau. L'Infusoire donne une fluorescence pourpre très intense en lumière réfléchie.

Le macronucleus ovoïde mesure environ 45 μ de long sur 30 μ de large.

La coque est toujours assez fortement teintée de brun ou de bleuté; sa paroi est épaisse, parfois irrégulière. Elle comporte une chambre couchée, adhérente au support sur une assez grande surface et un col relativement court. La chambre mesure environ 240 à 270 μ de longueur, plus de 100 μ de largeur et 60 à 70 μ d'épaisseur. Son contour est irrégulièrement ovale, parfois légèrement déprimé en quelque point, ou recourbé postérieurement; l'extrémité antérieure de la chambre se redresse à 45° ou 60° et se continue par le col tubulaire, long de 90 à 160 μ, large d'un peu plus de 60 μ et terminé par une collerette légèrement évasée. Ce col montre une structure hélicoïdale sous la forme d'un épaississement dû, comme chez *Folliculinopsis producta,* au recouvrement partiel des bords d'une lame spirale; les tours de spire sont peu nombreux (deux à quatre) et relativement serrés.

L'individu migrateur, fortement pigmenté, lagénoïde ou vermiforme, est long d'environ 160 μ. Après quelques heures de nage active, il se fixe sur un support et commence à sécréter sa logette. Le péristome, rudimentaire et dépourvu de cytostome, porte une frange adorale, dessinant un tour de spire, terminé sur un bouton apical; pendant la sécrétion des parois de la coque il s'invagine au centre d'une collerette constituée par un large repli ectoplasmique dont le bord externe est une surface sécrétante (fig. 7); en ce point la couleur des granules pigmentaires, observés par transparence, vire temporairement au pourpre. La formation de la chambre demande une heure ou un peu plus, L'individu lagéniforme se rétracte ensuite quelque peu et un prolongement rigide long d'environ 50 μ, sorte de doigt protoplasmique où la couleur du pigment reste virée du bleu vert au rose, se dresse sur le coté du péristome, à l'opposé du bouton

apical (fig. 7). On reviendra plus loin sur la transformation de l'individu lagéniforme en individu sédentaire.

Folliculina elegans est une espèce très fréquente dans la zone intercotidale sur les tubes calcaires des Spirorbes ou des Serpuliens; on la trouve également dans la région de Concarneau, sur les tubes encroûtant des coquilles draguées sur les fonds de 15 à 20 mètres; cependant, cet habitat ne présente aucun caractère spécifique, et cette espèce peut se fixer sur les objets les plus divers; j'ai obtenu des cultures abondantes sur lames de verre immergées dans des bassins ou des aquariums d'eau de mer, à Concarneau et à Woods Hole.

Il semble impossible d'identifier cette espèce d'après la description de la logette non complétée par celle de l'Infusoire lui-même; notons donc seulement que la *Folliculina ampulla* décrite par C. Dons sur les côtes de Norvège (fixée en grand nombre sur *Halecium halecinum* L.) et identifiée par cet auteur à *Folliculina (Filellum) expansa* Levinsen (1893) et Kramp (1911) pourrait, en tenant compte des dimensions mesurées, être identifiée à *F. elegans* plutôt qu'à *Folliculinopsis ampulla,* au sens de Kahl, ou à *Folliculinopsis Möbiusi* Kahl (1932).

L'accord avec la description de Clarapède et Lachmann est assez satisfaisant, bien que ces auteurs signalent la présence dans le col de valvules membraniformes constituant un dispositif operculaire que je n'ai jamais observé.

b) Folliculina aculeata Clap. et Lach.

Je décrirai sous le nom de *Folliculina aculeata* une grande espèce dont la liste de synonymie probable sera ensuite rapidement discutée.

L'Infusoire sédentaire mesure en extension totale environ 800 μ de longueur. La région postérieure, renflée et contenant le noyau, atteint 60 à 70 μ de diamètre; elle s'amincit en un cou très allongé qui se dilate en un large entonnoir péristomien, prolongé par les deux lobes adoraux, longs de 210 à 260 μ. Ces lobes péristomiens, largement étalés, se terminent antérieurement par un prolongement aigu, long de 40 à 50 μ (fig. 8).

La frange adorale est très forte et large de près de 10 μ; les membranelles, disposées transversalement, sont les plus grandes observées dans le groupe des Folliculines. L'infundibulum œsophagien est profond et présente une disposition assez particulière, liée au grand développement du péristome; il forme en effet, à l'intérieur de celui-ci, une sorte d'entonnoir dans lequel la frange adorale décrit trois tours de spire complets; les deux premiers sont situés, comme à l'ordinaire, dans la région intraprotoplasmique du pharynx, mais le troisième s'élève le long du bord interne d'une lame protoplasmique semi-circulaire qui cloisonne la cavité péristomienne proprement dite et représente un prolongement du bord ventral du lobe adoral gauche (fig. 8).

La ciliature somatique est constituée par soixante-dix à quatre-vingts rangées ciliaires longitudinales.

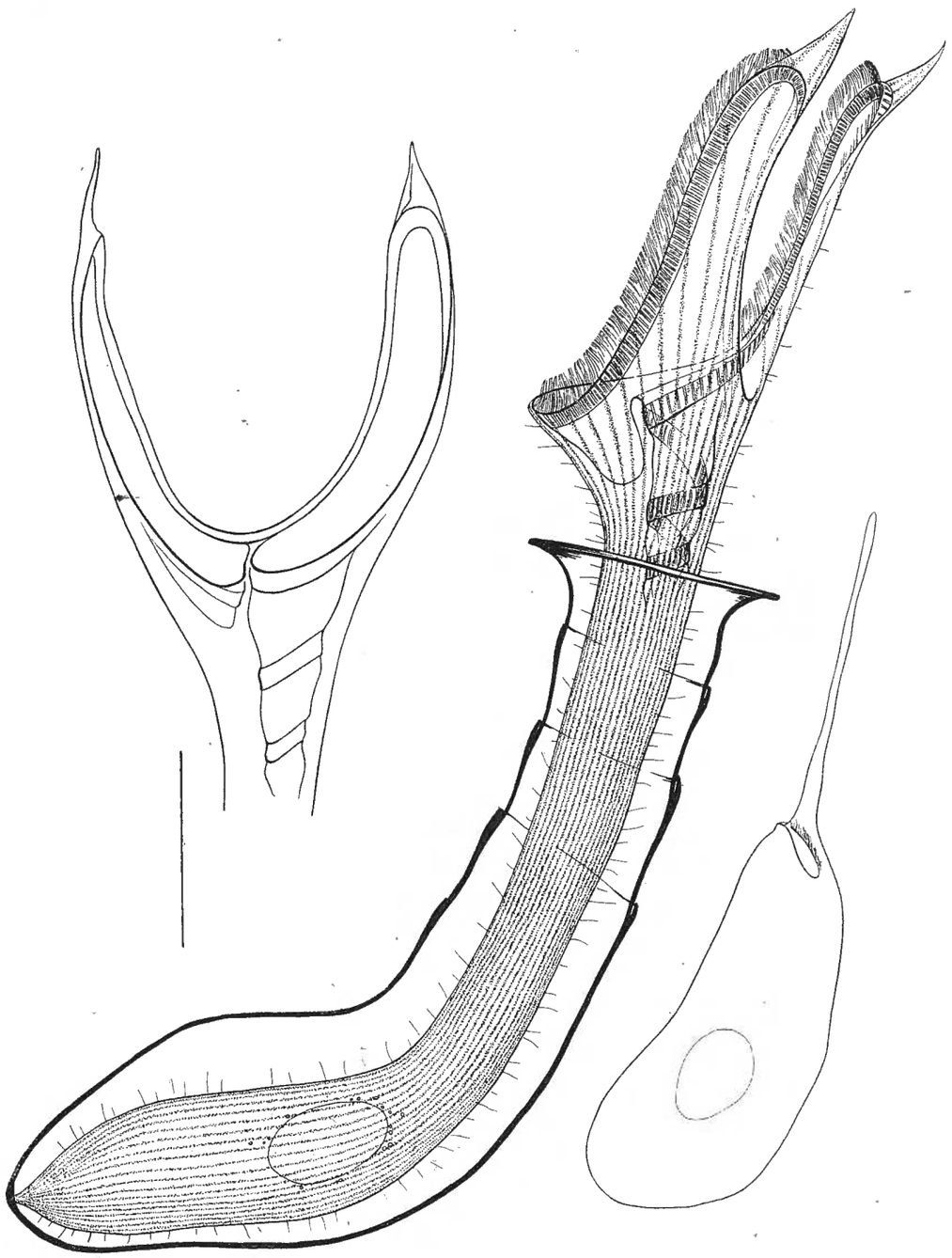


FIG. 8. — *Folliculina aculeata* Clap. et Lach.

La couleur générale de l'Infusoire est bleu verdâtre pâle, sans fluorescence pourpre par réflexion, sauf au niveau de petits amas pigmentaires irréguliers situés au voisinage du noyau; les granules de pigment sont en effet relativement peu nombreux et très dispersés. Le noyau est une masse ovoïde dont le grand diamètre dépasse 60 μ.

La coque comporte une chambre couchée, adhérente, de forme souvent irrégulière, longue de 250 μ, large et épaisse de 100 à 130 μ; l'extrémité postérieure est souvent anguleuse, au niveau d'un épaississement terminal de la paroi; l'extrémité antérieure se redresse à 60° ou 80°, pour former un col d'abord large de plus de 100 μ, mais dont le diamètre se réduit bientôt à 80 μ et dont la longueur peut atteindre 260 μ. Ce col montre une structure spiralée, avec un épaississement hélicoïdal dû au recouvrement partiel des tours de spire; il se termine par une large collerette dont le diamètre atteint 130 μ. Les parois de la coque sont épaisses et plus ou moins fortement teintées de brun verdâtre.

A l'état de demi-extension, la partie postérieure du corps est plissée ou contournée, et les deux lobes péristomiens, allongés parallèlement l'un à l'autre, occupent presque toute la longueur du col, leur prolongement terminal acuminé dépassant seul le niveau de la collerette comme un élément tactile.

L'individu migrateur n'a pas été observé à tous les stades de son évolution. Après l'achèvement de la coque et avant sa réorganisation en individu sédentaire, il montre une disposition particulière sous la forme d'un prolongement protoplasmique grêle et rigide (fig. 8) qui prend naissance sur le côté du péristome apical rudimentaire et s'allonge dans l'intérieur du col sur une longueur de plus de 150 μ. Cet appendice est l'homologue de celui, sensiblement plus court, montré au même stade par l'individu migrateur de *F. elegans*.

En ce qui concerne l'identification de cette espèce, remarquons d'abord que la présence à l'extrémité des lobes péristomiens d'un prolongement protoplasmique aigu n'est pas un caractère spécifique en soi; chez presque toutes les espèces de la famille des Folliculinidae, la paroi du corps, qui forme avec ses rangées ciliaires le côté externe de chaque lobe, se prolonge plus ou moins à l'extrémité, au-dessus de la boucle décrite du côté interne par la frange adorale, de manière à former un bourrelet quelquefois recourbé en forme de bec, plus souvent prolongé en un très court appendice muni de cils presque toujours immobiles et jouant peut-être un rôle tactile. Lorsque cette structure est peu développée, son apparence est variable d'un individu à un autre, ou même d'un moment à un autre.

Chez *F. aculeata* on constate simplement un développement plus fort de ces prolongements apicaux aigus des lobes préoraux et surtout la constance de ce détail de structure qui a frappé les observateurs et qui a motivé la dénomination spécifique *aculeata* proposée par Claparède et Lachmann. Malheureusement, ces auteurs n'ont observé sur les côtes de Norvège qu'un seul exemplaire de cette forme, qui, d'après leur description, serait assez petite.

STEIN a donné une belle figure d'une Folliculine qu'il nomme *ampulla* (1), mais KAHL (1932) considère cette forme, d'après la pointe aiguë qui termine les lobes préoraux, comme appartenant à l'espèce *aculeata*; la dimension, qui atteindrait un demi-millimètre, est assez conforme à la description qui vient d'être donnée.

D'autres formes, décrites sous des noms divers, se rapportent peut-être à la même espèce. GIARD (1883) signale dans les dragages au large de Concarneau, par des fonds de 30 à 50 mètres, une « belle et grande espèce » dont, malheureusement, les dimensions ne sont pas données et qu'il nomme *Folliculina abyssorum;* elle vit sur différentes coquilles, sur des *Dendrophylla,* des branches de *Lithothamnium*; malgré l'indication d'une couleur « vert franc », qui ne s'applique pas exactement à la *F. aculeata* que j'ai observée à peu près dans les mêmes parages (2), je pense que ces deux espèces sont identiques.

D'autre part, C. DONS 1912 a trouvé sur des Bryozoaires provenant des fonds de 350 à 400 mètres, près des côtes de Norvège, une grande Folliculine à noyau simple, qu'il dénomme *F. similis* et par laquelle il figure, à l'extrémité de chaque lobe péristomien rétracté, un prolongement aigu; il s'agit d'ailleurs d'une forme de grande taille dont la loge seule mesure 700 μ de long. Le même auteur (1913) décrit encore, sous le nom de *F. gigantea,* une forme dont la loge, incolore, verdâtre, brunâtre ou rougeâtre, est de taille variable, mais toujours assez grande, soit, pour la chambre, 200 à 400 μ et pour le cou, spiralé et terminé par une large collerette, 50 à 600 μ de long sur 105 à 135 μ de diamètre. La description est insuffisante pour que l'on soit assuré qu'il ne s'agit pas ici encore de la même espèce.

Notons enfin que STRETHILL WRIGHT (1858) a décrit sous le nom de *F. stylifera* une forme curieuse dont il n'a pu observer, d'ailleurs incomplètement, qu'un seul exemplaire partiellement masqué par un encroûtement. Le caractère particulier de cette forme est la présence d'une sorte de stylet rigide qui prolonge l'un des deux lobes paroraux et qui fait songer à l'appendice rigide décrit chez l'individu migrateur de *F. aculeata* avant sa transformation en individu sédentaire. Il est possible qu'il s'agisse ici d'un stade plus avancé de cette transformation peu avant la réalisation de la structure définitive.

J'ai pu obtenir en aquarium marin, sur lame de verre immergée au voisinage de coquilles draguées portant cet Infusoire, la fixation d'un certain nombre d'exemplaires de *F. aculeata.*

---

(1) On a vu plus haut que cette dénomination spécifique a été abusivement accordée par les premiers auteurs à toutes les formes dont la coque était conforme à la description de O.-F. MÜLLER.

(2) En dehors des dragages effectués devant la baie de la Forêt, j'ai eu l'occasion d'examiner des cailloux et des coquilles encroûtés rapportés à Concarneau dans des fonds de chalut, et je n'y ai jamais observé d'autres formes de Folliculines.

c) **Folliculina viridis** Streth. Wright.

Il semble que l'on puisse appliquer cette dénomination spécifique à une Folliculine de taille moyenne et d'aspect typique très répandue à Concarneau.

Le corps de l'Infusoire sédentaire mesure en extension totale près de 400 μ de long. Fusiforme et renflé dans son quart postérieur, le corps s'amincit en un cou allongé qui se dilate au niveau du péristome; celui-ci ressemble, en plus petit, au péristome de *F. elegans*, mais les deux lobes préoraux sont ordinairement redressés dans l'axe du cou; leur longueur atteint 120 à 140 μ et leur largeur, environ 25 à 28 μ, est presque constante sur toute leur longueur. La frange adorale décrit deux tours de spire dans la cavité pharyngienne; sa disposition générale ne montre aucune particularité. La ciliature somatique comprend 50 à 60 μ rangées ciliaires (fig. 9).

Le protoplasma, très transparent, est coloré en jaune verdâtre; on observe cependant autour du noyau, chez quelques individus tout au moins, des grains de pigment bleu.

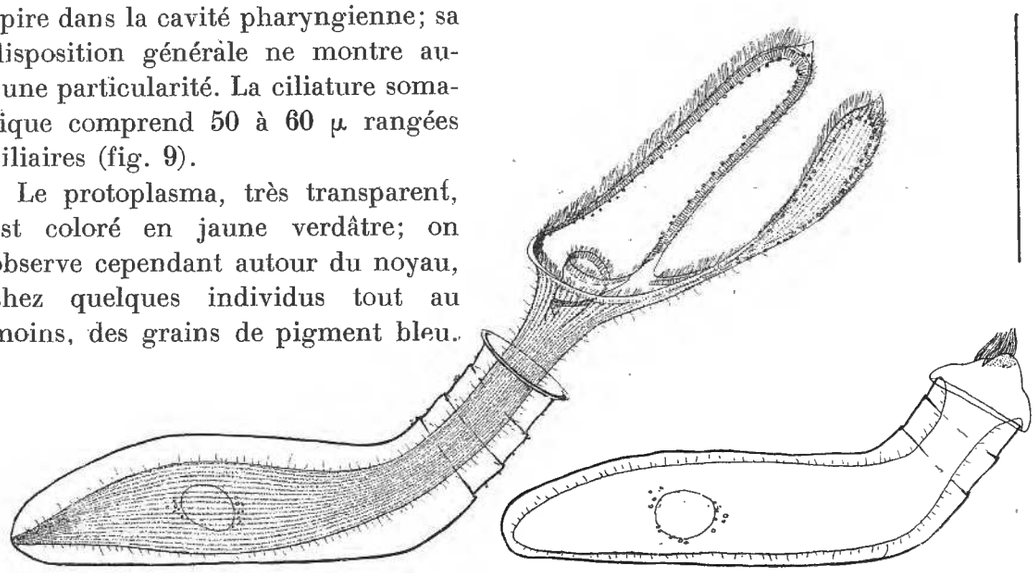


FIG. 9. — *Folliculina viridis* Streth. Wright.

Le noyau, à peu près sphérique, mesure un peu plus de 20 μ de diamètre et est situé postérieurement.

La coque est formée par une paroi épaisse, irrégulière, transparente, bien qu'elle agglutine parfois quelques particules étrangères, de couleur très pâle gris bleuâtre, ou même incolore. Elle comporte une chambre couchée et adhérente, à peu près ovoïde, allongée, longue d'environ 160 à 170 μ, se relevant à 60° ou 80° en un col long de 120 à 160 μ, large de 60 à 65 μ, spiralé et terminé par une petite collerette.

L'individu migrateur, assez allongé, vermiforme, est de couleur jaune avec, à l'extrémité antérieure, au-dessous du péristome simplifié, un amas pigmentaire rouge foncé. Pendant la formation de la loge, la partie antérieure du corps se dilate en champignon, comme chez *Folliculinopsis producta*, de telle sorte que le

péristome, au lieu d'être invaginé à l'intérieur d'une collerette ectoplasmique, se trouve tout à fait apical (fig. 9).

La coque de cette espèce ressemble beaucoup par sa forme à celle de *F. elegans*; mais sa taille plus réduite et surtout la couleur jaune verdâtre pâle de l'Infusoire donnent à cette forme un aspect très caractéristique.

Stethill Wright (1858) a donné le nom de *F. viridis* à une petite Folliculine dont la longueur totale atteindrait 250 μ (la chambre seule mesurant 150 μ), et dont la couleur serait vert clair; Kahl (1932) pense que cette même forme a déjà été décrite sous le nom spécifique *ampulla* par Stein et S. Kent, mais qu'elle peut être distinguée non seulement par la forme de sa logette, dont le col se recourbe presque à angle droit, mais encore par ses lobes péristomiens longs et étroits. On pourrait envisager de créer pour la forme observée à Concarneau une espèce nouvelle qui se dénommerait *lutea*, mais la description de l'espèce *viridis* autorise, provisoirement tout au moins, l'identification des deux formes.

Folliculina viridis est très fréquente à Concarneau, où elle se fixe, dans la zone intercotidale, sur des objets divers : coquilles d'Anomies, tégument d'*Ascidia mentula*, ces objets pouvant être considérés comme habitat préférentiel mais non pas spécifique. Il est à remarquer que sur lames de verre immergées il est extrêmement rare de voir *Folliculina viridis* sur un autre support que sur de petites coquilles d'Anomies ou de petites Ascidies fixées au préalable.

d) **Folliculina simplex** C. Dons.

La dénomination de *Folliculina simplex*, donnée par C. Dons (1915) à une petite Folliculine des côtes de Norvège, s'applique probablement à un ensemble de formes qu'il est très difficile de distinguer avec précision, faute de caractères nettement spécifiques. Kahl admet l'identité de *F. simplex* Dons et de *F. ampulla* (O. F. Müller) d'après Clarapède et Lachmann; c'est probablement la même espèce que j'ai décrite provisoirement (1932) sous cette même dénomination *ampulla*; elle paraît encore, morphologiquement tout au moins, identique à *F. boltoni* Kent, espèce d'eau douce correspondant elle-même à l'*Ascobius lentus* Henneguy.

Je prendrai comme type l'espèce que j'ai déjà décrite (1932) et que j'ai cultivée sur lames de verre immergées à Concarneau. L'Infusoire sédentaire mesure en extension 190 à 220 μ de longueur; le corps, irrégulièrement ovoïde, s'amincit à son extrémité postérieure, qui s'insère sur le fond de la loge, non par une pointe pédonculée, mais par une sorte de lame protoplasmique assez large. Antérieurement il se rétrécit en un cou assez court, qui s'épanouit ensuite pour former le péristome bilobé. Celui-ci forme un large entonnoir qui s'étale latéralement en deux lobes moins nettement individualisés que chez toutes les espèces précédentes, parce que relativement beaucoup plus courts; le lobe gauche, dont le bord ventral porte l'extrémité orale de la frange ciliaire, est ordinairement plus large et plus

arrondi que le lobe droit. La frange adorale décrit deux tours de spire dans le pharynx. La ciliature somatique est constituée par des rangées ciliaires longitudinales.

La coque, dont la paroi est mince et transparente, est simplement constituée par une chambre aplatie, couchée, totalement adhérente au support sur lequel elle s'étale par une lame marginale externe; son contour est approximativement piriforme; elle mesure environ 135 à 175 μ de long, 90 à 100 μ de large; rétrécie

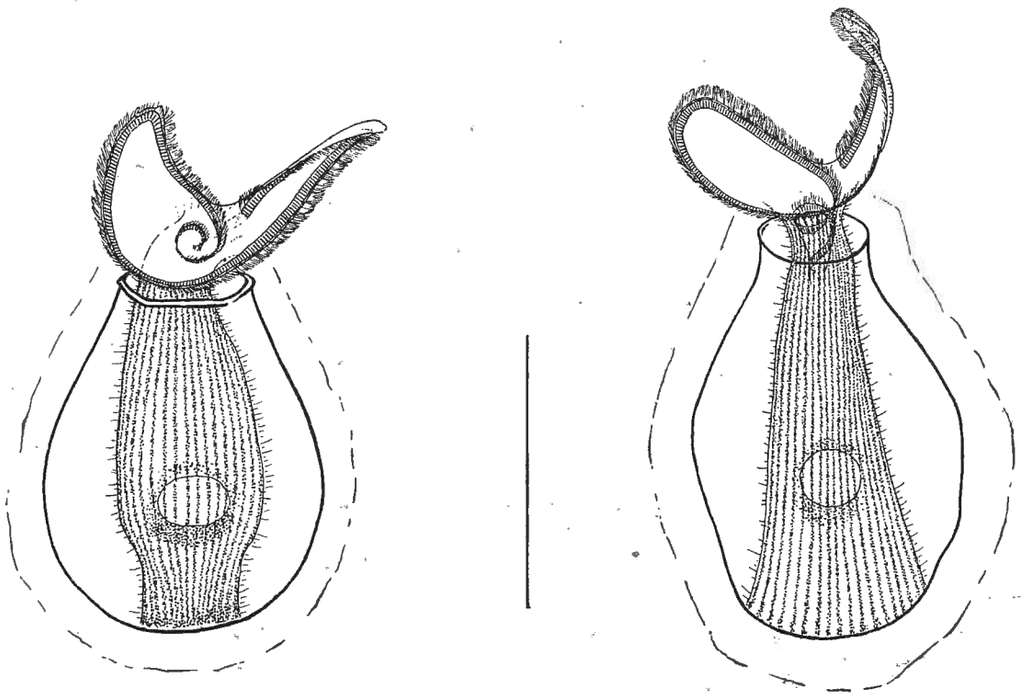


FIG. 10. — *Folliculina simplex* C. Dons.

antérieurement, elle se termine par un col très court, qui peut même se réduire à un simple et mince bourrelet limitant une ouverture ovale, dorsalement inclinée.

L'Infusoire est coloré en bleu par des granules pigmentaires dispersés ou amassés en nuages assez épais autour du noyau.

L'Individu migrateur est de forme ovoïde et très allongé, mesurant 120 à 160 μ de long; il porte un péristome réduit, dépourvu de bouche; la frange adorale dessine un tour de spire serré qui se termine au niveau d'un bouton apical. Un amas pigmentaire bleu-noir intense occupe la région antérieure du corps au-dessous du péristome. Le macronucleus ovoïde est situé dans la moitié inférieure du corps.

Pendant la sécrétion de la loge l'Infusoire migrateur s'aplatit sur le support et son extrémité antérieure se dilate en champignon au-dessus d'une sorte de cou.

J'ai montré (1932) comment cette espèce peut être étudiée en culture sur lames de verre immergées. Mais sur de telles lames j'ai rencontré plusieurs fois, tant à Woods Hole qu'à Concarneau, des formes qui, par comparaison avec l'espèce étudiée, paraissaient nettement distinctes; soit que la coque soit un peu plus grande (jusqu'à 175 μ), soit que le col soit un peu plus accentué (forme de Woods Hole, par exemple), soit encore que la pigmentation se localise exclusivement autour du noyau, ou même qu'elle soit totalement absente. Ces diverses formes, apparemment bien distinctes, ne peuvent cependant être actuellement définies avec une précision suffisante et je n'ai pas eu l'occasion de les obtenir en culture assez abondante pour pouvoir discuter de leur valeur spécifique, non plus que de leurs affinités avec la forme d'eau douce *Folliculina Boltoni*. Il est donc préférable de les décrire provisoirement sous le nom de *F. simplex*, sous cette réserve qu'une telle dénomination s'applique probablement à un groupe d'espèces.

Folliculina simplex a été souvent parasitée dans mes cultures sur lame de Concarneau par l'Acinétien *Pottsia infusoriorum* Chatton & Lwoff (1927), tandis que *Folliculinopsis producta* était toujours indemne, contrairement à ce que ces auteurs ont observé à Banyuls.

e) **Folliculina spirorbis** C. Dons.

Cette petite espèce, dont la coque a été très exactement caractérisée par C. Dons (1912), montre une structure tout à fait particulière.

L'Infusoire sédentaire, en extension complète, mesure plus de 300 μ de longueur. A cet état, que l'on observe rarement, le corps, piriforme, s'allonge antérieurement en un cou grêle, extrêmement long, saillant hors du col de la logette, contractile, terminé par le péristome, long de 35 μ environ, en forme de cuiller et pratiquement réduit à son lobe gauche et au pharynx (fig. 11).

Cette structure simplifiée est plus facile à étudier chez l'Infusoire en demi-extension, entièrement contenu dans la chambre de sa coque (fig. 11). Exactement piriforme, l'Infusoire sédentaire mesure dans ce cas environ 100 à 110 μ de longueur; il s'atténue progressivement vers l'extrémité antérieure et s'infléchit légèrement vers la droite. Le péristome occupe du côté ventral une surface ovale longue de 30 à 33 μ, à peine large de 10 μ, bordée par une étroite frange adorale. Celle-ci prend naissance dans un court pharynx, où elle décrit à peine un tour de spire, puis elle monte le long du bord gauche de l'aire péristomienne, s'incurve brusquement à l'extrémité apicale de celle-ci et redescend sur son bord droit; un peu au-dessus de l'ouverture du pharynx elle se redresse en avant sur un repli du corps limitant le côté droit de l'infundibulum pharyngien et s'y arrête, tandis qu'une lame protoplasmique ventrale descend obliquement de ce point et vient se raccorder au bord externe gauche du péristome. Une telle structure rappelle beaucoup plus, à première vue, un Infusoire Hétérotriche tel que le *Condylostoma*, plutôt qu'une Folliculine; l'interprétation la plus logique paraît être celle d'un allongement excessif de la partie antérieure du corps chez un être de taille

réduite, allongement accompagné de la simplification du péristome, dont le lobe droit se trouve réduit au repli ventral de l'extrémité terminale droite de la frange adorale.

La ciliature somatique est constituée par environ vingt-cinq rangées ciliaires longitudinales.

L'Infusoire contient des granules pigmentaires bleu-vert foncé, irrégulièrement distribués et formant surtout dans la région postérieure et autour du noyau de petits amas; on trouve aussi en assez grande abondance, sous forme d'amas irréguliers, un pigment jaune, qui est probablement d'origine alimentaire.

Le noyau, ovoïde, mesure environ 20 μ.

La coque de l'Infusoire comporte une chambre piriforme, toujours irrégulière, couchée et adhérente, longue de 100 à 110 μ, dont la paroi est mince et

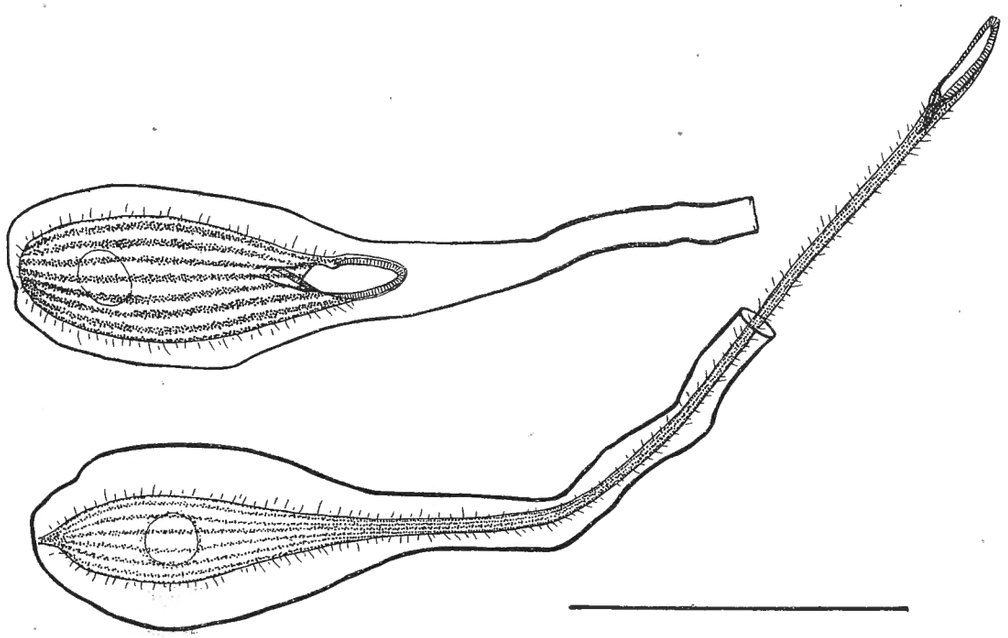


FIG. 11. — *Folliculina spirorbis* C. Dons.

incolore; elle se rétrécit antérieurement en tronc de cône, puis en un tube qui montre un brusque rétrécissement et se continue par un col redressé, irrégulièrement contourné, très étroit (son diamètre ne dépasse pas 11 à 12 μ) et dont la paroi, un peu plus épaisse que celle de la chambre, est souvent colorée en gris brunâtre. La longueur totale de la coque peut atteindre 220 à 230 μ.

L'individu migrateur n'a été observé que dans une coque dont le col était déjà presque totalement édifié; c'est un Infusoire légèrement piriforme, très allongé antérieurement en un cou dont l'extrémité apicale, dilatée, porte une très petite frange ciliaire roulée en hélice serrée suivant la disposition absolument générale de cette forme réduite et non fonctionnelle du péristome.

L'habitat de *Folliculina spirorbis* est étroitement limité aux tubes de Spirorbes; on trouve cet Infusoire isolé ou en colonies comportant jusqu'à une dizaine d'individus, dans la dépression centrale limitée par les premiers tours de spire du tube calcaire; il est généralement associé à d'autres espèces de Folliculines : *F. elegans* et *F. simplex*, pour lesquelles cet habitat n'est nullement spécifique, ainsi qu'à des Vorticellides : *Vaginicola, Cothurnia, Vorticella,* et plus souvent à un Oxytriche tubicole : *Chaetospira Mülleri.*

L'existence d'une forme migratrice de structure typique et la forme de la logette indiquent que la morphologie spéciale de la forme sédentaire doit être interprétée comme un fait de régression; il m'a semblé pour cette raison que cette forme si particulière pouvait rester incluse dans le genre *Folliculina.*

IV. — GENRE « PARAFOLLICULINA » C. DONS

a) **Parafolliculina mirabilis** C. Dons.

Cette grande espèce, fréquente à Concarneau, est surtout caractéristique par la structure compliquée mais remarquablement constante de sa loge.

L'individu sédentaire mesure environ 600 μ de longueur en extension totale; le corps fusiforme se prolonge par un cou grêle et contractile, long à lui seul de plus de 200 μ, large de 10 à 15 μ, progressivement dilaté antérieurement au niveau du pharynx, puis étalé en un grand péristome bilobé typique. Les lobes préoraux, longs de 130 à 160 μ, sont généralement étroits, légèrement repliés en gouttière, progressivement amincis et terminés en pointe mousse. Le pharynx est profond de plus de 100 μ et la frange adorale y décrit trois tours d'une spire allongée.

La ciliature somatique comporte une cinquantaine de rangées ciliaires longitudinales. Le corps est teinté de bleu verdâtre par les granules pigmentaires qui donnent par réflexion une fluorescence pourpre sombre.

Le macronucleus sphérique ou ovoïde, situé dans la partie postérieure du corps, mesure 25 à 30 μ de diamètre.

La coque, de grande dimension, comporte trois parties : une chambre, un vestibule et un long col tubulaire. La chambre, longue de 160 à 180 μ, est renflée à son extrémité postérieure; l'extrémité antérieure, tronconique ou tubulaire, se termine obliquement par un double repli membraneux qui la ferme en ménageant une fente centrale. Cette sorte de double septum s'insère latéralement sur la paroi externe par un repli qui dessine une sorte de dent. Au delà du septum, la chambre se continue par le vestibule, brusquement élargi sur un côté [1] de manière à former une poche latérale qui s'infléchit en arrière au niveau des replis denticulés représentant les deux insertions septales. En avant

[1] Plus souvent peut-être sur le côté gauche que sur le côté droit.

réduite, allongement accompagné de la simplification du péristome, dont le lobe droit se trouve réduit au repli ventral de l'extrémité terminale droite de la frange adorale.

La ciliature somatique est constituée par environ vingt-cinq rangées ciliaires longitudinales.

L'Infusoire contient des granules pigmentaires bleu-vert foncé, irrégulièrement distribués et formant surtout dans la région postérieure et autour du noyau de petits amas; on trouve aussi en assez grande abondance, sous forme d'amas irréguliers, un pigment jaune, qui est probablement d'origine alimentaire.

Le noyau, ovoïde, mesure environ 20 μ.

La coque de l'Infusoire comporte une chambre piriforme, toujours irrégulière, couchée et adhérente, longue de 100 à 110 μ, dont la paroi est mince et

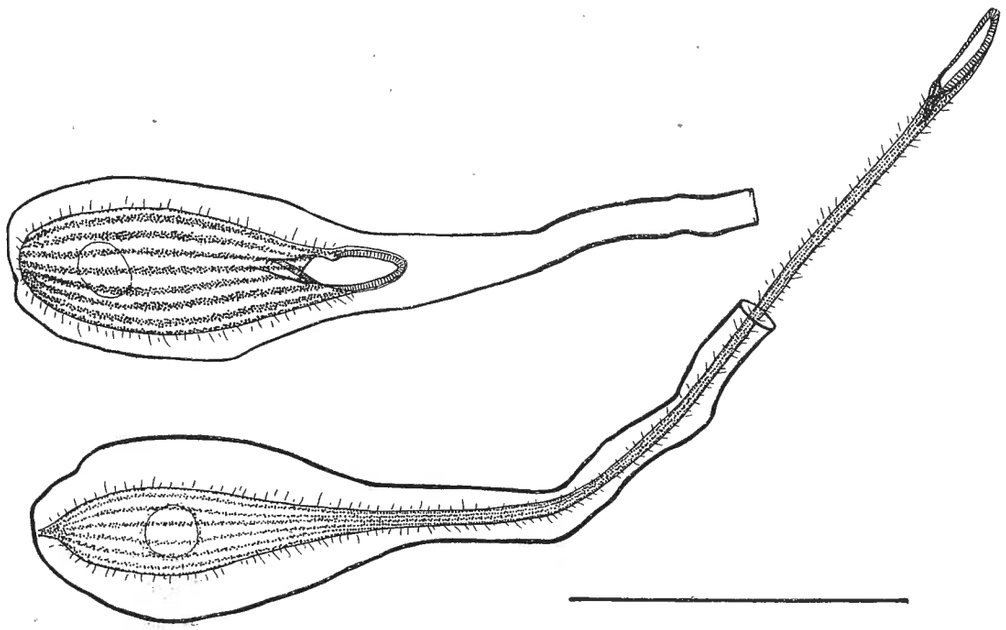


FIG. 11. — *Folliculina spirorbis* C. Dons.

incolore; elle se rétrécit antérieurement en tronc de cône, puis en un tube qui montre un brusque rétrécissement et se continue par un col redressé, irrégulièrement contourné, très étroit (son diamètre ne dépasse pas 11 à 12 μ) et dont la paroi, un peu plus épaisse que celle de la chambre, est souvent colorée en gris brunâtre. La longueur totale de la coque peut atteindre 220 à 230 μ.

L'individu migrateur n'a été observé que dans une coque dont le col était déjà presque totalement édifié; c'est un Infusoire légèrement piriforme, très allongé antérieurement en un cou dont l'extrémité apicale, dilatée, porte une très petite frange ciliaire roulée en hélice serrée suivant la disposition absolument générale de cette forme réduite et non fonctionnelle du péristome.

L'habitat de *Folliculina spirorbis* est étroitement limité aux tubes de Spirorbes; on trouve cet Infusoire isolé ou en colonies comportant jusqu'à une dizaine d'individus, dans la dépression centrale limitée par les premiers tours de spire du tube calcaire; il est généralement associé à d'autres espèces de Folliculines : *F. elegans* et *F. simplex*, pour lesquelles cet habitat n'est nullement spécifique, ainsi qu'à des Vorticellides : *Vaginicola, Cothurnia, Vorticella,* et plus souvent à un Oxytriche tubicole : *Chaetospira Mülleri.*

L'existence d'une forme migratrice de structure typique et la forme de la logette indiquent que la morphologie spéciale de la forme sédentaire doit être interprétée comme un fait de régression; il m'a semblé pour cette raison que cette forme si particulière pouvait rester incluse dans le genre *Folliculina.*

IV. — GENRE « PARAFOLLICULINA » C. DONS

a) **Parafolliculina mirabilis** C. Dons.

Cette grande espèce, fréquente à Concarneau, est surtout caractéristique par la structure compliquée mais remarquablement constante de sa loge.

L'individu sédentaire mesure environ 600 μ de longueur en extension totale; le corps fusiforme se prolonge par un cou grêle et contractile, long à lui seul de plus de 200 μ, large de 10 à 15 μ, progressivement dilaté antérieurement au niveau du pharynx, puis étalé en un grand péristome bilobé typique. Les lobes préoraux, longs de 130 à 160 μ, sont généralement étroits, légèrement repliés en gouttière, progressivement amincis et terminés en pointe mousse. Le pharynx est profond de plus de 100 μ et la frange adorale y décrit trois tours d'une spire allongée.

La ciliature somatique comporte une cinquantaine de rangées ciliaires longitudinales. Le corps est teinté de bleu verdâtre par les granules pigmentaires qui donnent par réflexion une fluorescence pourpre sombre.

Le macronucleus sphérique ou ovoïde, situé dans la partie postérieure du corps, mesure 25 à 30 μ de diamètre.

La coque, de grande dimension, comporte trois parties : une chambre, un vestibule et un long col tubulaire. La chambre, longue de 160 à 180 μ, est renflée à son extrémité postérieure; l'extrémité antérieure, tronconique ou tubulaire, se termine obliquement par un double repli membraneux qui la ferme en ménageant une fente centrale. Cette sorte de double septum s'insère latéralement sur la paroi externe par un repli qui dessine une sorte de dent. Au delà du septum, la chambre se continue par le vestibule, brusquement élargi sur un côté [1] de manière à former une poche latérale qui s'infléchit en arrière au niveau des replis denticulés représentant les deux insertions septales. En avant

[1] Plus souvent peut-être sur le côté gauche que sur le côté droit.

le vestibule devient tronconique et se redresse brusquement pour se continuer par le col.

L'ensemble de la chambre et du vestibule est couché et adhérent au support; le col, dont la longueur peut atteindre ou dépasser 200 μ, est dressé; c'est

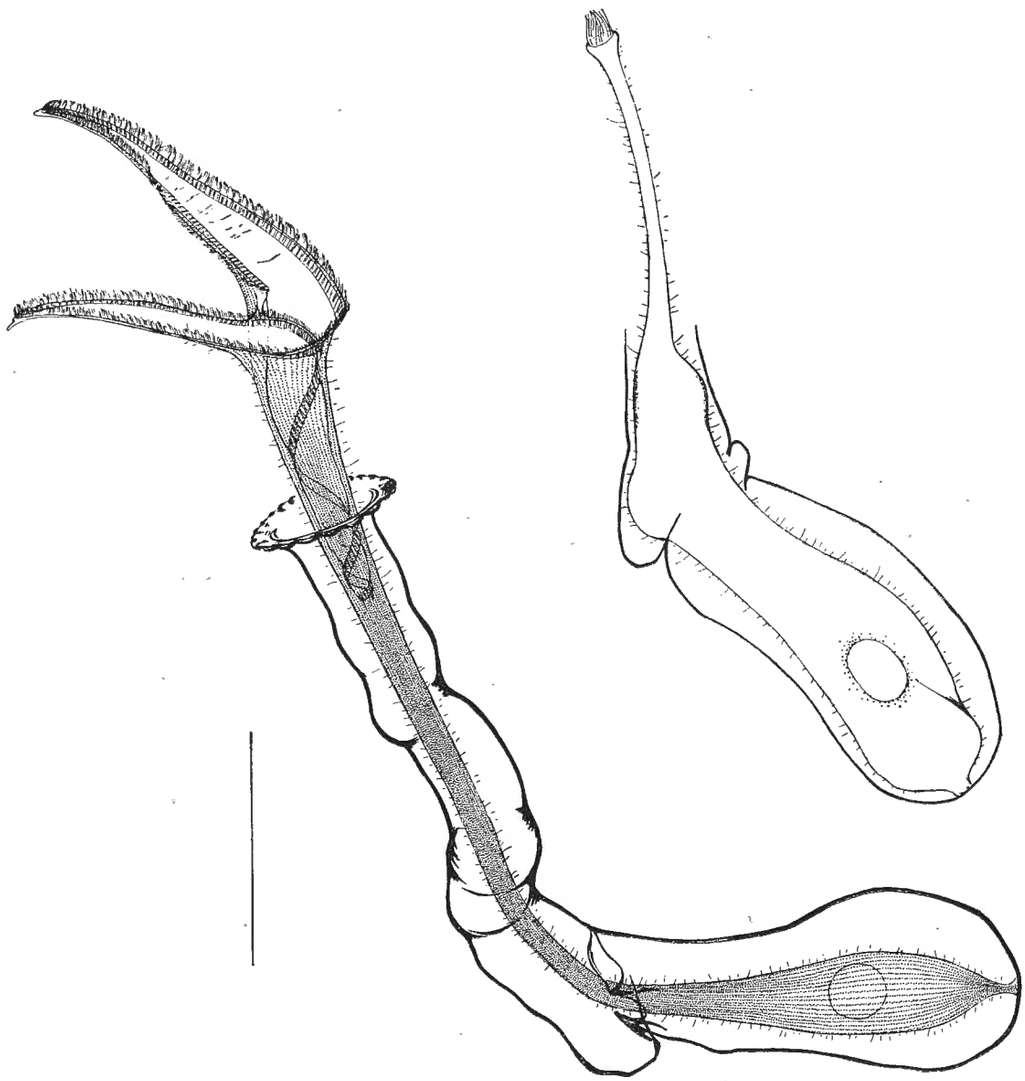


FIG. 12. — *Parafolliculina mirabilis* C. DONS.

une formation tubulaire mesurant environ 35 μ de diamètre, très irrégulièrement contournée, terminée par une large collerette et ne montrant aucune structure spiralée.

La membrane formant la coque est assez épaisse et toujours colorée en bleu-gris plus ou moins foncé, surtout dans la région du col.

L'individu migrateur n'a pas été observé pendant la période de vie libre et nageuse. Au cours de la formation de la coque il apparaît cylindroïde, vermiforme; son extrémité antérieure, fortement pigmentée, s'allonge en une sorte de long cou grêle, mobile, légèrement contractile, portant à son extrémité distale un renflement capitulé formé par un bourrelet péristomien entourant la frange adorale enroulée en courte hélice (fig. 12). La sécrétion de la coque n'a pas été suivie; elle semble s'effectuer en plusieurs temps : d'abord la chambre; puis, l'Infusoire vermiforme s'allongeant, le vestibule et le plissement intermédiaire, qui sera ultérieurement complété par les septa; enfin le col.

Parafolliculina mirabilis se rencontre en assez grand nombre dans les colonies de Bryozoaires draguées à l'entrée de la baie de la Forêt par les fonds de 15 à 20 mètres. Elle est généralement accompagnée par *Folliculinopsis annulata*, mais, à l'inverse de celle-ci, elle peut se fixer sur des supports divers, tels, par exemple, que des lames de verre immergées.

C. Dons (1915) a observé cette espèce sur les côtes de Norvège par des fonds de 4 mètres, fixée sur des Algues rouges. Il indique le noyau ovale, les lobes péristomiens acuminés, le sillon qui sépare le vestibule de la chambre et la collerette qui termine le col; mais il figure un col court et indique une longueur de 250 μ pour la chambre et le vestibule, ce qui semble se rapporter à une petite forme.

b) **Parafolliculina hirundo** S. Kent.

Je crois pouvoir identifier à cette espèce une petite forme rencontrée de temps à autre sur des lames de verre immergées et dont l'aspect et la dimension correspondent assez bien à la description de S. Kent.

L'individu sédentaire mesure environ 200 μ de haut en extension totale; le corps, cylindroïde, s'amincit à son extrémité postérieure, fixée au fond de la loge, et s'allonge à sa partie antérieure en un cou qui s'épanouit brusquement en un péristome bilobé. Les deux lobes paroraux ne se redressent pas et s'étendent plutôt, à l'opposé l'un de l'autre, en relevant ou en repliant légèrement leurs extrémités amincies et terminées par une pointe acuminée; la frange adorale décrit deux tours de spire dans le pharynx (fig. 13).

La ciliature somatique est constituée par une cinquantaine de rangées ciliaires longitudinales. Le noyau, ovoïde, est situé dans la moitié inférieure du corps. L'Infusoire est faiblement coloré par quelques granules pigmentaires bleu verdâtre.

La coque est formée par une chambre aplatie, de contour ovalaire, couchée et adhérente au support, surmontée par un court vestibule élargi; le sillon qui sépare la chambre du vestibule est peu profond et ne semble pas complété par des lamelles obturatrices. Le vestibule redressé, présente une ouverture simple, sans col ni collerette. L'ensemble de la loge et du vestibule mesure environ 130 μ.

L'aspect de l'Infusoire contracté est assez caractéristique du fait que les deux lobes péristomiens, largement écartés l'un de l'autre, s'appliquent exactement sur les parois latérales de la chambre donnant à l'Infusoire l'aspect d'une lyre (fig. 13).

La forme migratrice n'a pas été observée

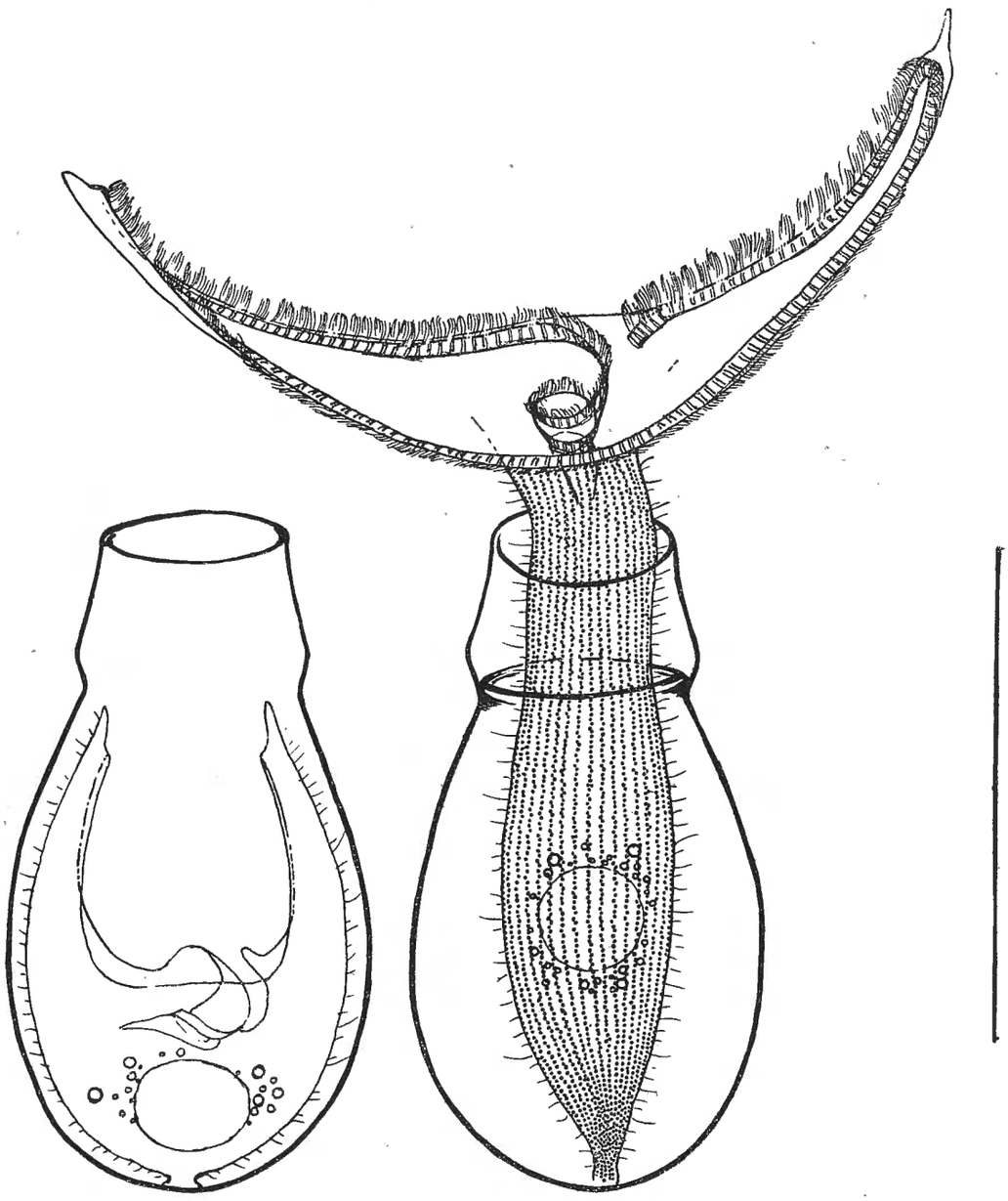


FIG. 13. — *Parafolliculina hirundo* S. Kent.

c) **Parafolliculina amphora** Dons.

J'ai observé dans des cultures sur lames immergées dans les aquariums de Woods Hole une petite Folliculine très voisine de la précédente et qui paraît correspondre à l'espèce décrite par C. Dons (1913) sous le nom de *P. amphora*.

L'Infusoire sédentaire en extension totale mesure environ 200 μ de hauteur; le corps, non rétréci postérieurement, s'étale sur une large base d'insertion sur le fond de la loge; légèrement rétréci antérieurement, il se dilate en un large péristome qui diffère de celui de *P. hirundo* par le fait que le lobe droit, généralement large et arrondi, continue directement le bord dorsal de l'entonnoir péristomien, tandis que le lobe gauche, mieux individualisé, tend à se dresser dans l'axe du corps et se termine en pointe acuminée (fig. 14).

La coque, couchée et adhérente, comprend une chambre de contour ovale séparée du vestibule dilaté par un étranglement annulaire; l'ensemble mesure 150 μ; aucun dispositif obturateur n'a été observé; le macronucleus, ovoïde, occupe une position médiane; le corps est incolore. La forme migratrice n'a pas été observée.

C. Dons (1913) a observé cet Infusoire sur des Algues des côtes norvégiennes.

Remarquons ici que les deux petites formes *P. hirundo* et *P. amphora* ne sont pas suffisamment caractérisées pour que l'on puisse affirmer le caractère constant et spécifique des différences qui les séparent; elles sont également très voisines des deux formes précédemment décrites de *Folliculina simplex*. On peut même se demander si le sillon séparant la coque en une chambre et un vestibule est absolument constant, car j'ai observé quelques exemplaires douteux paraissant intermédiaires entre ces deux groupes.

d) **Parafolliculina violacea** Giard.

Cette espèce est parfaitement caractéristique par son port, sa couleur et la forme de sa loge (fig. 15).

L'individu sédentaire en extension totale atteint près de 500 μ; le corps est fusiforme, atténué à l'extrémité postérieure vers le point de fixation et à l'extrémité antérieure, qui se prolonge en un cou élancé, puis se dilate légèrement au niveau du pharynx avant de donner l'entonnoir péristomien. Celui-ci est assez étroit, nettement réfléchi sur le côté dorsal; les deux lobes paroraux, minces et très développés, se dressant en divergeant faiblement presque dans l'axe du corps. Ils mesurent près de 200 μ de hauteur et leur extrémité acuminée se recourbe légèrement dans diverses directions.

La frange adorale décrit deux larges tours de spire dans l'infundibulum pharyngien, puis monte presque verticalement le long du bord ventral du lobe gauche. Redescendant sur le bord dorsal, elle soutient le bord réfléchi de l'enton-

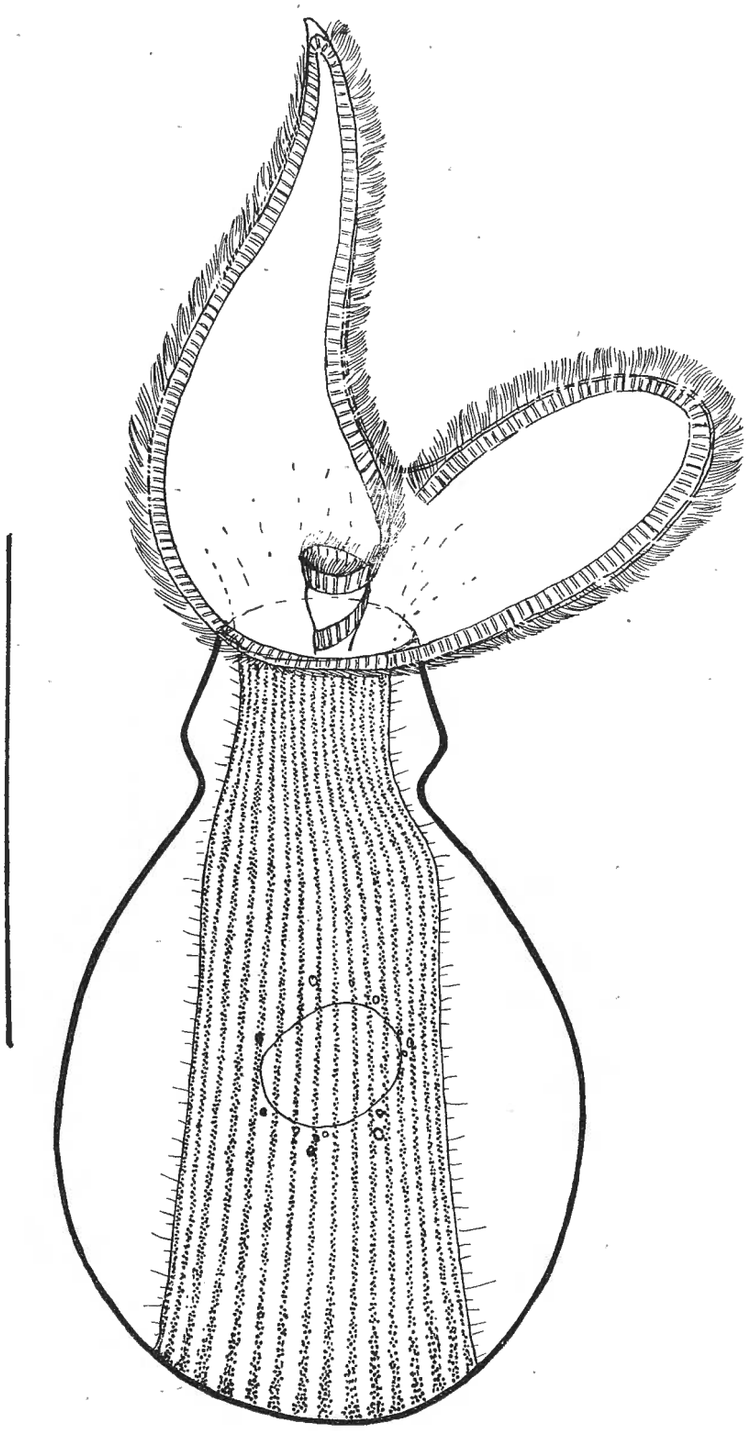


FIG. 14. — *Parafolliculina amphora* C. Dons.

noir péristomien, puis contourne la face interne du lobe droit et se termine ventralement au-dessus du pharynx.

La ciliature somatique comporte une cinquantaine de rangées ciliaires longitudinales.

Le corps de l'Infusoire présente une teinte générale violet rougeâtre, aussi bien par transparence que par réflexion. Cette teinte est due à des granules pigmentaires pourprés dispersés dans tout le cytoplasma, mais amassés en nuages épais autour du noyau. Vers la région postérieure du corps ce pigment vire au bleu et communique à cette région une teinte plus sombre.

La coque de *P. violacea* est dressée et n'adhère au support que par le fond aplati. Elle présente la forme générale d'un flacon avec la panse correspondant à la chambre proprement dite, un élargissement correspondant au vestibule et un col cylindrique, assez court, terminé par une collerette. La hauteur totale varie de 230 à 260 μ. La membrane de la coque est épaisse, fortement colorée en bleu sale ou en brun et peu transparente.

La chambre mesure 155 à 180 μ de haut; sa section principale est sensiblement elliptique, le grand axe pouvant atteindre 75 μ et le petit près de 60 μ, vue de face, ses deux bords latéraux sont incurvés; vue de profil, ceux-ci sont presque parallèles. Le vestibule qui fait suite à la chambre se dilate légèrement avant de se rétrécir graduellement ou brusquement, pour former le col à peu près cylindrique. Ce vestibule est séparé de la chambre par deux septa redressés, limitant une ouverture elliptique; ce sont deux lames plus minces que la paroi de la coque, adhérentes à celle-ci (sur le bord antérieur de la chambre qu'elles délimitent) suivant une courbe qui se redresse à chaque extrémité, là où, de part et d'autre, elles se réunissent et se confondent.

L'individu migrateur est allongé, vermiforme; pendant l'édification de la coque, l'extrémité antérieure, portant le petit péristome apical non fonctionnel, s'invagine au fond d'un large repli ectoplasmique qui s'étale, comme une corolle, sur le bord de la paroi qu'il secrète (fig. 15). On observe à ce moment des variations de teinte du pigment, lèquel est d'un rose vif sur le bord de l'entonnoir péristomien, tandis qu'une zone annulaire de granules violet-bleu occupe la surface du cou au niveau de la région sécrétrice et que les grains pigmentaires paraissent violets dans le reste du corps.

Lorsque la coque et le vestibule sont édifiés, l'Infusoire se rétracte à demi et s'immobilise en dépassant légèrement le sillon qui sépare la chambre du vestibule; les deux membranes septales sont alors sécrétées rapidement par la surface externe du repli péristomien (fig. 15).

Parafolliculina violacea a été décrite par Giard (1888), qui l'a observée communément sur les racines de Laminaires à Fécamp; il a supposé que la *Lagotia* (*Folliculina*) *atropurpurea* décrite par Stethill Wright était peut-être identique, bien que la description de cet auteur ne permette pas de conclure affirmativement. Cette même espèce a été décrite à nouveau sous le nom de *Folliculina telesto* par Laakmann (1903) et par Dons (1912).

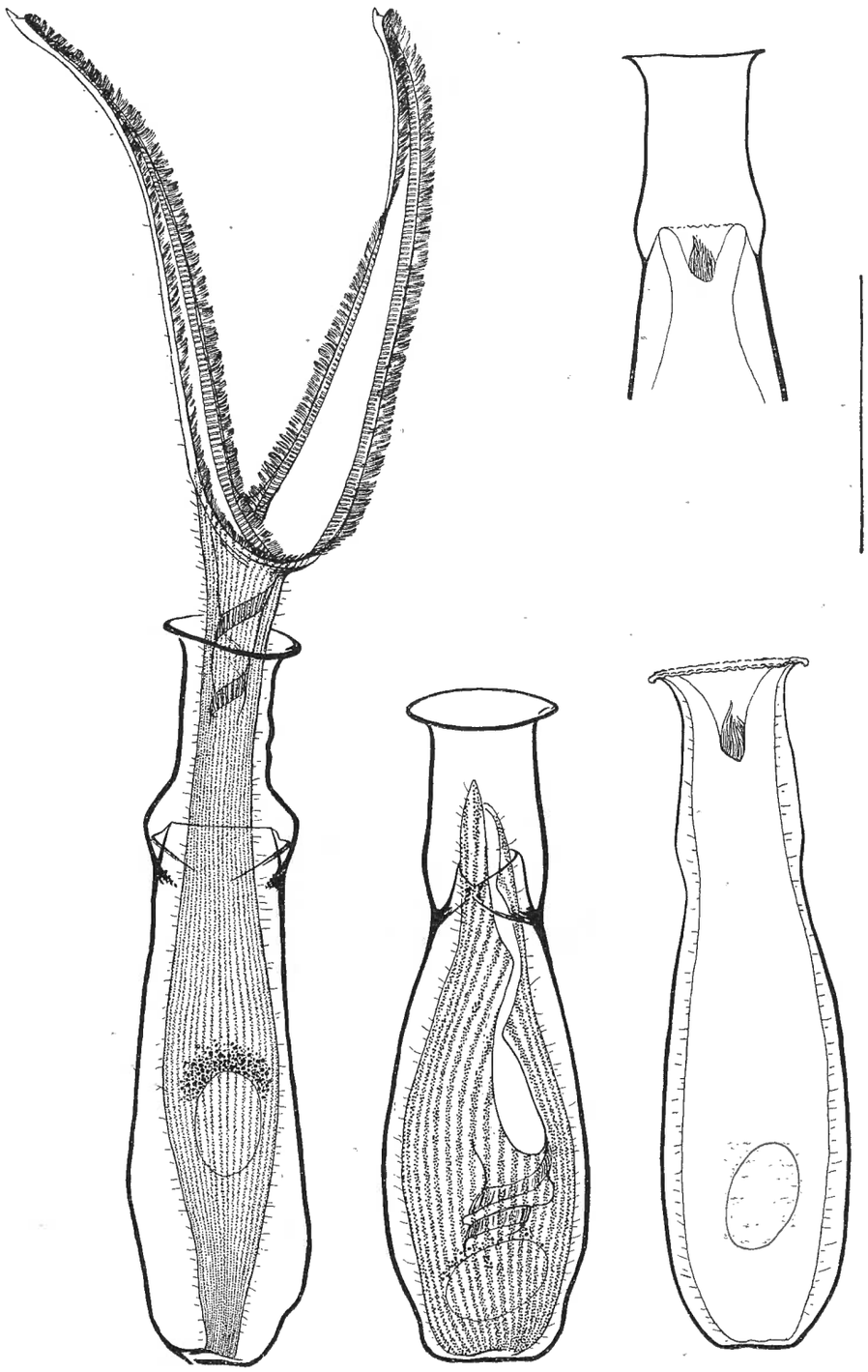


FIG. 15. — *Parafolliculina violacea* Giard.

La répartition de cette espèce est extrêmement large, car LAAKMANN l'a observée dans les mers chaudes : côte d'Australie, côte de Sumatra, canal de Corse; G. ENTZ (1883) l'a probablement observée dans le golfe de Naples; STRETHILL WRIGHT et GIARD sur les côtes de la Manche; C. DONS (1912) sur les côtes de Norvège, par 20 mètres de profondeur.

A Concarneau elle s'observe aussi bien dans la zone intercotidale que sur les fonds de 15 à 20 mètres; on la rencontre sur les supports les plus divers : coquilles d'Anomies, tubes de Serpuliens, tégument des Ascidies, carapace thoracique de *Carcinus moenas*, etc. Elle se développe facilement et parfois abondamment sur lames de verre immergées.

V. — DIMORPHISME ET REORGANISATION CHEZ LES FOLLICULINES

a) Le cycle de « Folliculina simplex ».

Après les travaux de CLAPARÈDE et LACHMANN et surtout de STRETHILL WRIGHT, qui ont observé et décrit chez quelques Folliculines en particulier chez *Folliculi nopsis producta*, les individus migrateurs, SAHRHAGE (1917) et E. PENARD (1919) ont étudié, le premier, chez une espèce marine (dénommée *ampulla*), le second, chez l'espèce d'eau douce *Folliculina boltoni*, la manière dont se forment, au cours de la division, deux individus différents, l'un restant sédentaire dans la logette initiale, l'autre étant migrateur et menant une vie libre avant de se fixer et de sécréter une nouvelle loge. Les difficultés de l'observation n'ont pas permis à ces auteurs de suivre tous les stades de ce processus; ils ont pensé que la structure spéciale de l'individu migrateur, lagéniforme ou vermiforme, est un stade de l'évolution continue subie par l'appareil ciliaire adoral reconstitué à la division, comme si la différence qui sépare les deux individus sœurs était seulement dans la vitesse de réorganisation de cet appareil. J'ai pu constater, grâce aux cultures de *Folliculina simplex* sur lame de verre (1932), que, chez cette espèce tout au moins, l'évolution de la frange ciliaire adorale est absolument discontinue, aussi bien au cours de la division que pendant la réorganisation de l'individu migrateur, et je rappellerai rapidement ici la suite des phénomènes observés.

La division débute, avant la bipartition nucléaire, par une involution complète de la frange ciliaire adorale; les lobes péristomiens se rétractent, puis s'effacent, tandis que toute la frange se contourne et s'invagine dans la masse protoplasmique du corps; elle paraît bientôt après étroitement repliée et contournée comme un corps étranger dans une vacuole intraprotoplasmique, où elle disparaît rapidement. Dès ce stade, la seule structure ciliaire permanente est représentée par les rangées longitudinales de la ciliature somatique, et c'est entre deux de celles-ci que se constitue un champ ciliaire garnis de courts bâtonnets serrés et distribués sans ordre apparent. Ce champ s'allonge et s'incurve en imprimant à la surface du corps de l'Infusoire une torsion complexe. La division transversale

de l'individu coupe le champ ciliaire en deux parties légèrement inégales. La plus longue, celle de l'individu postérieur, s'incurve bientôt dans un plan perpendiculaire au grand axe du corps et constitue l'ébauche de la frange adorale de l'individu sédentaire; tandis que les bâtonnets primitifs s'ordonnent en rangées transversales et qu'ils s'allongent en cils puissants bientôt soudés pour former des membranelles. La frange se contourne autour des ébauches des lobes péristomiens et dans la profondeur du nouveau pharynx.

L'individu antérieur se sépare avec la plus petite portion du champ ciliaire, laquelle se réduit encore et s'enroule en une courte spirale apicale dont les bâtonnets s'orientent et s'accroissent pour former, ici encore, de puissantes membranelles; la frange adorale de l'individu migrateur est ainsi constituée au milieu d'un péristome rudimentaire dépourvu de toute trace d'appareil buccal.

Aux stades suivants, les deux individus néoformés se séparent et acquièrent leur structure définitive; l'individu postérieur sédentaire reconstitue la forme caractéristique d'une Folliculine, tandis que l'individu antérieur (1) s'allonge, devient vermiforme ou lagéniforme, puis s'échappe de la coque.

Lorsque l'individu migrateur s'est fixé et a sécrété une nouvelle coque, une réorganisation se produit par un mécanisme identique à celui constaté pendant la division. Elle débute par l'involution du péristome apical, qui s'invagine et disparaît dans une vacuole; à ce moment un champ ciliaire longitudinal de nouvelle formation apparaît entre deux rangées de la ciliature somatique; puis ce champ s'allonge, se contourne dans un plan perpendiculaire au grand axe et reconstitue autour des lobes péristomiens nouvellement développés la frange adorale typique d'un individu sédentaire.

Ces phénomènes d'involution et de néoformation de l'appareil ciliaire adoral sont comparables à ceux que l'on connaît chez d'autres formes d'Infusoires Hétérotriches tels que *Bursaria* (E. J. Lund, 1917, O. Schmal, 1926) ou Hypotriches (Wallengren, 1901), etc. Le fait important est ici le caractère permanent de la ciliature longitudinale et son rôle probable dans la formation du champ ciliaire, ébauche de la nouvelle frange adorale. On peut supposer que des phénomènes analogues à ceux découverts par Chatton et Lwoff chez d'autres Ciliés interviennent dans ce cas et il est possible que le champ ciliaire se forme directement à partir d'une rangée ciliaire permanente par multiplication des éléments de l'infraciliature.

b) Le cycle de « Folliculinopsis producta ».

La forte pigmentation de *F. producta* rend particulièrement difficile l'étude des stades de division chez cette espèce, et, malgré l'abondance des cultures obtenues à Concarneau, mes observations restent fragmentaires (2). Les premiers

(1) Quelquefois décrit comme postérieur, parce qu'il glisse au fond de la logette.

(2) Ajoutons que la fréquence des stades de bipartition est assez faible, le temps qui sépare deux divisions successives étant certainement, chez cette grande espèce, de l'ordre d'une quinzaine de jours.

signes de la division sont la contraction des lobes préoraux et le fusionnement de tous les segments du noyau moniliforme en une masse ovoïde unique.

Le grand développement de la frange adorale chez cette espèce donne à l'involution du péristome un aspect assez particulier. L'invagination de la frange adorale entraîne la formation d'une énorme inclusion intraprotoplasmique, sorte de vacuole allongée, irrégulière, moulée sur les circonvolutions multiples et serrées de la frange, dont les cils persistent un certain temps et continuent de battre. La disparition des éléments figurés de la frange ciliaire s'effectue en l'espace d'une heure environ; la vacuole reste irrégulière, son contenu s'efface et de larges croûtes pigmentaires bordent sa paroi. En même temps, le champ ciliaire longitudinal apparaît, sur un côté du corps, comme une zone de protoplasma granuleux, formant une saillie légère, non point entre deux rangées ciliaires contiguës, mais à la place de deux ou trois rangées qui s'effacent et semblent « fondre » sur une partie de leur longueur. Ce champ, d'abord court et assez large, se couvre de petits bâtonnets rigides et serrés; ceux-ci s'accroîtront rapidement, tandis que le champ ciliaire lui-même s'allonge et se rétrécit.

Les différents stades de la division elle-même n'ont pas été suivis; le résultat final est, exactement comme chez *Folliculina simplex*, un individu postérieur reconstituant le type sédentaire normal et un individu antérieur du type migrateur vermiforme tel qu'il a été décrit précédemment.

Après la sécrétion de la coque par l'individu vermiforme fixé, le péristome de celui-ci involue à son tour; mais l'invagination de la frange réduite ne se traduit que par une large vacuole sphérique dont le contenu se colore en brun, tandis que la périphérie est encroûtée par du pigment bleu-noir. Le champ ciliaire longitudinal apparaît alors sous un aspect analogue à celui qu'il présente au début de la division et s'étend rapidement à toute la longueur de l'Infusoire; il se déplace ensuite vers l'extrémité antérieure et se contourne entre deux lames protoplasmiques rigides qui se sépareront ensuite pour former les lobes paroraux, par un mécanisme que je n'ai pu suivre.

Ces quelques observations montrent que les transformations de l'appareil ciliaire adoral, qui accompagnent aussi bien la division que les mécanismes de réorganisation de l'Infusoire migrateur, s'effectuent chez *Folliculinopsis producta* comme chez *Folliculina simplex*, suivant des processus identiques. D'autres observations fragmentaires relatives à *Folliculinopsis gunneri*, *Pebrilla paguri*, *Folliculina aculeata*, *F. elegans*, *F. viridis*, *Parafolliculina mirabilis* et *P. violacea* permettent d'affirmer le caractère absolument général de ces processus de réorganisation.

c) Réorganisation de l'individu sédentaire chez « Folliculina elegans ».

J'ai signalé (Fauré-Fremiet 1932) chez *Folliculina simplex* un cas de division ayant donné un individu migrateur normal et un individu sédentaire dont la frange adorale était, bien que typique, de dimension réduite. Au bout de peu

de temps le péristome de cet individu était involué et s'était entièrement reconstitué à nouveau.

Un tel cas paraît être la règle chez *Folliculina elegans*, car j'ai toujours observé, après division, la coexistence dans une même coque d'un individu migrateur normal et d'un individu sédentaire dont le péristome était en involution, ou dont la frange adorale primitive était déjà désorganisée et la nouvelle frange en voie de reconstitution.

Si la conclusion de ces observations est correcte, le caractère différentiel de la division serait moins accentué chez cette espèce que chez les autres et les deux individus postérieur et antérieur, migrateur et sédentaire, subiraient l'un et l'autre le même cycle de réorganisation.

d) La vie libre de l'individu migrateur.

Stethill Wright, décrivant l'individu migrateur de *Folliculinopsis (Lagotia, Freya) producta*, admet, d'après quelques observations, que cette « larve ciliée vermiforme » nage activement, surtout la nuit, à la surface de l'eau avant de se fixer et de sécréter une nouvelle enveloppe; il pense que la transformation en Infusoire sédentaire typique n'est complète qu'après trois ou quatre jours. Claparède et Lachmann ont observé la forme migratrice et nageuse de *Folliculina elegans*; ils ont décrit sa nage rapide et la structure de l'extrémité antérieure dépourvue de bouche et occupée par un amas pigmentaire. La question s'est alors posée de savoir si certaines formes décrites comme des espèces bien définies, telles, par exemple, *Lagynus ocellatus*, découvert par Daday dans le golfe de Naples, n'étaient pas la forme migratrice d'une Folliculine observée pendant sa vie libre. Sarhage a discuté cette interprétation, que E. Penard considère comme parfaitement justifiée d'après ses propres observations sur la forme migratrice de *Folliculina boltoni*.

Les individus migrateurs, chez toutes les espèces où j'ai pu les observer, sont des Infusoires thigmotactiques, c'est-à-dire capables d'adhérer par leurs extrémités ciliaires à la surface d'un corps solide et de glisser sur celui-ci ou même de s'y fixer; mais ils sont également capables de nager très vivement et probablement sur de grandes distances; il est parfaitement possible à ce moment de les confondre avec un Infusoire planctonique, et *Lagynus ocellatus* Daday pourrait bien être le fruit d'une semblable méprise.

On doit penser, d'autre part, que sous la forme migratrice, les Folliculines de toutes les espèces étudiées présentent un péristome apical très réduit et dépourvu de bouche, comme l'avaient déjà noté Claparède et Lachmann; ces Infusoires ne peuvent donc s'alimenter et leur vie libre est fatalement limitée de ce fait, mais aucune observation précise n'a été faite jusqu'ici sur la durée maxima de la période de vie libre des Folliculines vermiformes et migratrices, et l'on est réduit à quelques suppositions.

ANDREWS (1914-1915) a observé les formes nageuses d'une Folliculine, probablement *Folliculinopsis producta,* et pense que la durée du cycle « sessile — mobile — sessile » est de 6 à 24 heures, ce qui paraît manifestement trop court, car l'Infusoire migrateur ne quitte parfois la loge dans laquelle il s'est formé par division que douze à vingt-quatre heures après celle-ci. Il a montré, d'autre part, que ces Infusoires se dirigent dans le sens de l'éclairement maximum et se fixent en des points éclairés; mais ce phototropisme positif n'est peut-être ni constant ni général, car nombre de Folliculines vivent presque uniquement dans des lieux obscurs ou peu éclairés; les espèces commensales des *Limnoria* et de leurs galeries, telles que les *Folliculinopsis limnoriae* et *lignicola,* de même que *Pebrilla paguri* ou encore *Folliculinopsis annulata* et *Parafolliculina mirabilis,* toujours assez profondément cachées dans des colonies de Bryozoaires, sont dans ce cas.

ANDREWS a étudié les populations très denses de *F. producta* qui se développent pendant la belle saison sur les feuilles d'*Elodea* et de *Potamogeton,* dans l'eau saumâtre de la Severn River, branche latérale de la baie de Chesapeake; il pense que ces populations ne s'accroissent pas par la multiplication rapide *in situ* d'Infusoires préexistants, mais qu'elles résultent d'une véritable invasion de formes nageuses arrivant parfois avant l'apparition des plantes sur lesquelles elles se fixent. Ces Folliculines vermiformes et migratrices proviendraient donc d'un autre lieu et seraient attirées dans la Severn par des conditions d'ailleurs indéterminées, mais ni la distance parcourue ni le temps nécessaire au parcours ne sont précisés ici.

Le peuplement des lames de verre immergées dans les bacs des Laboratoires de Concarneau et de Woods Hole montre également que les Folliculines sont capables, sous la forme migratrice, de parcourir un certain trajet ou tout au moins d'être entraînées pendant un certain temps à travers les conduits et les réservoirs d'eau de mer. Cependant, dans beaucoup de cas, les Infusoires migrateurs nagent dans un périmètre restreint et se fixent au voisinage du point de division; j'ai pu constater chez *F. simplex* que la vie libre ne durerait alors qu'un temps court compris entre 20 minutes et 2 heures.

e) Les colonies linéaires de « Folliculinopsis producta ».

Au début d'octobre 1931 j'ai trouvé, sur des lames ayant porté pendant l'été de riches populations de *Folliculinopsis producta,* des chaînes de trois à quatre individus dont les loges, emboîtées, semblaient se continuer l'une par l'autre; de telles chaînes atteignaient plus de 2,2 millimètres de long. En réalité, le fond de chaque loge était emboîté dans le col de la loge précédente et, sauf pour la première, dont la chambre était fixée au verre comme à l'ordinaire, et le col redressé à près de 90°, toutes les autres loges étaient droites et relativement plus courtes que les loges normales. Il est probable que pendant une certaine période, et pour

une cause indéterminée (1), les individus migrateurs n'ont pas mené de vie libre et ont commencé la sécrétion de leur coque là même où ils se trouvaient, c'est-à-dire dans le col de la loge où la division avait eu lieu.

Une conséquence assez curieuse de cette agrégation anormale est que chaque loge néoformée murait en quelque sorte l'Infusoire sédentaire issu de la précédente division et que celui-ci se trouvait soumis à une inanition plus ou moins totale, suivant que l'obturation de sa propre loge était elle-même plus ou moins complète. Certains individus sont ainsi demeurés pendant plus d'un mois et demi en inanition forcée; ils ont montré des phénomènes de régression tout à fait différents des phénomènes d'involution normale (2), se traduisant par la disparition complète des cils somatiques, dont l'infrastructure paraissait cependant persister et par la réduction du nombre et de la dimension des membranelles adorales. En même temps l'Infusoire diminuait de volume; son protoplasma paraissait transparent, vacuolaire, à peine coloré, les granules pigmentaires étant réunis en quelques amas denses dont un grand nombre étaient expulsés et demeuraient dans la coque au voisinage de l'Infusoire.

Aux stades les plus avancés j'ai observé des individus réduits à une masse cylindroïde mesurant à peine 92 μ de longueur et ne montrant plus aucune trace des lobes péristomiens; la frange adorale, très réduite, décrivait sur le pôle antérieur une large spirale de près de deux tours et se terminait dans un pharynx réduit, mais d'apparence normale. Les membranelles paraissaient réduites et ne donnaient que des battements très lents. Les articles du macronucleus étaient tassés les uns contre les autres, paraissaient beaucoup plus réfringents qu'à l'état normal et montraient des contours anguleux, D'autres individus étaient totalement cytolysés.

On constate donc dans de tels cas d'inanition une réduction progressive et considérable de la taille de l'Infusoire, accompagnée par une réduction de la taille et du nombre des éléments ciliaires; mais à aucun moment la frange adorale réduite n'est résorbée comme au cours de l'involution précédent la division ou la réorganisation d'un individu.

---

(1) Supposant que la mobilité des individus migrateurs avait été diminuée par le froid, j'ai placé ultérieurement des cultures de cette même Folliculine à la température de +4° à +5° pendant un temps assez long, sans obtenir aucun résultat comparable; le phénomène ne s'est d'ailleurs jamais spontanément reproduit à aucune période de l'année.

(2) E.-A. ANDREWS (1920) a suivi le sort d'une Folliculine (probablement *Folliculinopsis producta*) emprisonnée dans sa loge par une plicature accidentelle du col; l'Infusoire passa rapidement de la forme sédentaire à la forme nageuse, puis revint en un jour à la forme sédentaire et de nouveau, pendant la nuit, reprit la forme nageuse; passant à travers une fente du col, il subit une amputation et le petit individu restant sécréta une nouvelle coque de petite dimension.

f) Morphologie comparée de l'individu migrateur.

L'individu migrateur a été décrit pour chaque espèce de Folliculine chez laquelle il a pu être examiné. La comparaison de ces descriptions montre la parfaite uniformité de son type de structure, car même chez une espèce dont l'individu sédentaire est assez fortement simplifié, comme *Folliculina spirorbis*, l'individu migrateur présente, à la dimension près, la même spire adorale non fonctionnelle que les grandes espèces normales.

Les différences spécifiques qui séparent les individus migrateurs de diverses espèces sont surtout des différences de taille et de pigmentation. Cependant, la forme générale de l'individu peut prendre un aspect particulier au cours de la sécrétion de la coque; chez *Folliculinopsis producta*, la partie postérieure du corps s'étire, tandis que l'antérieure forme un large chapeau portant au centre la spire ciliée. Chez *Parafolliculina mirabilis*, tout au contraire, c'est la partie antérieure du corps qui s'allonge en un cou grêle portant sur une petite masse capitulée la frange ciliaire spiralée.

On peut se poser la question de savoir si la structure de l'individu migrateur ou vermiforme des Folliculines présente une signification quelconque relativement aux affinités de ce groupe. Il semble, à première vue, que la ressemblance de ces individus avec des Infusoires Holotriches à couronne ciliaire périorale telles que *Lagynus* soit une coïncidence non significative; les *Folliculinidae* sont, comme on l'a vu plus haut, inséparables des *Stentoridae*, et l'individu migrateur, dont E. Penard a souligné la ressemblance avec les formes douteuses de la famille des *Lieberkuhninae*, est typiquement une forme stentorienne simplifiée dans un sens non fonctionnel au point de vue alimentaire, et nageur. Le dimorphisme des *Folliculinidae* paraît donc beaucoup plus intéressant comme expression de mécanismes morphogénétiques essentiellement discontinus que comme indice des affinités du groupe.

V. — CONCLUSIONS

On a vu par l'exemple de deux espèces particulièrement typiques : *Folliculinopsis producta* et *Parafolliculina violacea*, que certaines Folliculines peuvent avoir une aire de répartition probablement universelle; le fait qu'une quinzaine d'espèces ont pu être trouvées dans la région de Concarneau et que douze d'entre elles ont pu être identifiées avec des formes déjà décrites en des lieux divers montre que ce caractère de très large répartition doit être fréquent dans cette famille.

On remarquera cependant que quelques formes, apparemment très typiques, n'ont jamais été rencontrées sur la côte bretonne; ce sont : *Metafolliculina nordgardi* C. Dons, trouvée à Bergen et à Trondhjem sur l'Isopode *Rocinela danmoniensis*; les deux espèces très voisines : *Pseudofolliculina (Folliculina) melitta* Laakmann et *P. artica* Dons, trouvée sur les côtes de Norvège sur *Lafoëina*

maxima; enfin *Folliculinopsis möbiusi* Kahl, correspondant à l'Infusoire trouvé par Möbius dans la baie de Kiel et décrit par cet auteur sous le nom de *Folliculina ampulla*.

D'autre part, je n'ai pu identifier aucune espèce, ni à Concarneau, ni à Woods Hole, sous la dénomination d'*ampulla*; ceci tient, encore une fois, au fait que cette dénomination a été appliquée à des formes diverses dont on a précisé ultérieurement les caractères en les décrivant sous des noms différents; cependant, cette espèce — précisée par élimination, pourrait-on dire — semble exister sous la forme que lui assigne Kahl d'après ses observations sur une petite forme de Helgoland, voisine de *Folliculina simplex* Dons, mais possédant un macronucleus multiple.

Ces remarques faites, il me semble possible d'esquisser une revision générale de la Famille des *Folliculinidae* sur les bases indiquées dans l'introduction, en donnant le tableau suivant des espèces retenues par Kahl :

FAMILLE FOLLICULINIDAE

Première section. — *Folliculinopsinae.*

Genre *Folliculinopsis* (*Lagotia*, *Freya*).
- *F. producta* (St. Wright).
- *F. annulata* sp. nov.
- *F. lignicola* sp. nov.
- *F. möbiusi* Kahl (1932) (*Folliculina ampulla* Möbius 1887).
- *F. gunneri* Dons.
- *F. limnoriae* Giard (*Mirofolliculina limnoriae* Dons).
- *F. ampulla* O. F. Müller, Kahl (1932).

Genre *Pebrilla.*
- *P. paguri* Giard.

Deuxième section. — *Folliculinae.*

Genre *Folliculina.*
- *F. elegans* Clap. et Lach. (*Foll. ampulla* in parte).
- *F. aculeata* Clap. et Lach. (*F. ampulla* in parte).
  Syn. probable : *F. abyssorum* Giard.
  F. similis Dons.
  F. gigantea Dons.
  F. stylifera Wright.
  F. (*Cothurnia*) *Boecki* Clap. et Lach.
- *F. viridis* (*Lagotia*, *Freya*) Wright.
- *F. simplex* Dons (peut-être deux espèces confondues).
- *F. boltoni* S. Kent (Syn. *Ascobius lentus* Henneguy).
- *F. spirorbis* Dons.

Genre *Parafolliculina.*
- *P. mirabilis* Dons (1915).
- *P. violacea* Giard (*Lagotia atropurpurea* Wright?).
- *P. hirundo* Kent (*P. amphora* Dons?).
- *P. amphora* Dons (*P. hirundo* Kent?).

Genre *Metafolliculina.*
M. nordgardi Dons (1924).
Genre *Pseudofolliculina.*
Ps. melitta (*Folliculina melitta*) Laakmann.
Ps. arctica Dons.
Ps. (?) *parenthurae* (*Folliculina*) Giard (1888), Kahl (1932).

Toutes ces espèces sont marines, à l'exception de *F. boltoni*, et généralement côtières; quelques-unes, telles que *Folliculinopsis producta*, s'étendent aux eaux saumâtres.

L'habitat peut être, en ce qui concerne le support, essentiellement variable; tel est le cas des *Folliculinopsis producta, ampulla;* des *Folliculina elegans, aculeata, möbiusi, simplex, boltoni*; des *Parafolliculina mirabilis, violacea, hirundo, amphora.*

Pour d'autres, l'habitat est limité ou préférentiel; tel est le cas de *Folliculinopsis annulata,* qui vit dans les colonies de Bryozoaires; de *Folliculina viridis*, qui se fixe plutôt sur les coquilles d'Anomies et sur le tégument des Ascidies.

D'autres, enfin, ont un habitat étroitement limité, ou bien même sont des commensaux spécifiques : tels sont les *Folliculinopsis limnoriae, gunneri,* commensaux de *Limnoria lignorum* et *F. lignicola,* qui vit dans les tubes ponctués du bois des galeries creusées par *Limnoria; Pebrilla paguri,* hôte de deux espèces de Pagures ; *Folliculina spirorbis,* étroitement localisée aux tubes de Spirorbes; *Metafolliculina nordgardi,* fixé sur *Rocinela danmoniensis*; et peut-être, enfin, *Pseudofolliculina parenthuræ,* commensal de *Parenthura,* et *Ps. arctica,* vivant sur *Lafoeïna maxima.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ANDREWS, E. A., 1914, The bottle-animalcule, Folliculina; oecological notes. (*Biol. Bull.*, vol. 26, p. 262.)

— 1915, Distribution of Folliculina in 1914. (*Biol. Bull.*, vol. 29, p. 373.)

— 1920, Alternative phases in Folliculina. (*Biol. Bull.*, vol. 39, p. 67.)

BORY DE SAINT-VINCENT, 1824, Encyclopédie méthodique. Zoophytes. Paris.

CHATTON, ED. et LWOFF, A., 1927, Pottsia infusoriorum n. gen., n. sp., Acinetien parasite des Folliculines et des Cothurnies. (*Bull. Inst. Océanographique*, n° 489.)

CLARAPÈDE, E. et LACHMANN, J., 1858, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes. (*Mém. Inst. Genevois*, vol. 5-7.)

DONS, C., 1910, Zoologiske notizer. I. Bemerkn. vm forveksling av Folliculina med Filellum. (*Tromsö Museums Aarshefter*, 31 et 32.)

— 1912, Folliculinastudien. (*Arch. f. Protistenkunde*, Bd. 27, pp. 73-93.)

— 1924, Metalfolliculina nordgardi. (*Kong. Norsk. Vid. Selsk. Skrift.*, 1924, 1.)

— 1928, Neue une wenig bekannte Protozoen. (*Kong. Norsk. Vid. Selsk. Skrift.*, 1927, 7.)

ENTZ, GESA SEN., 1884, Ueber Infusorien des Golfes von Neapel. (*Mitteil. d. Zool. Station z. Neapel*, Bd. 5, p. 289.)

FABRE-DOMERGUE, 1885, Notes sur les Infusoires ciliés de la Baie de Concarneau. (*Journ. Anat. et Physiol.*

FAURÉ-FREMIET, 1931, Quelques résultats obtenus avec la méthode des lames immergées. (*Bull. Soc. Zool. de France*, t. 56, p. 479.)

— — 1932, Division et morphogénèse chez *Folliculina ampulla* O. F. Müller. (*Bull. Biol. France et Belgique*, t. 66, pp. 77-109.)

— — 1936, The *Folliculinidae* (*Infusoria Heterotricha*) of the Breton coast. (*Biol. Bull.*) (sous presse).

GIARD, ALFRED, 1883, Sur les Infusoires du genre *Freya*. (*Bull. Scient. France et Belgique*, t. 15, p. 264.)

— 1888, Fragments biologiques. XIII. Sur les genres *Folliculina* et *Pebrilla*. (*Bull. Scient. France et Belgique*, t. 19, p. 310.)

GRIMM, O., 1877, Zur Kenntnis der Fauna des finnischen Meerbusens. (*Arb. d. Petersb. Naturf. Ges.*, Bd. 8.)

GRUBER, A., 1884, Die Protozoen des Hafens von Genua. (*Nova Acta Akad. Leopold. Carolin.*, Bd. 46.)

HENNEGUY, L. F., 1884, Note sur un nouvel Infusoire hétérotriche, l'*Ascobius lentus*. (*Bull. Soc. Philomath.*, 1884.)

KAHL, A., 1932, Wimpertire oder Ciliata. 3. Spirotrichia, in : *Die Tierwelt Deutschlands*, G. Fischer, Jena.

— 1933, Ciliata libera et ectocommensalia, in : *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee.* Lief. 23, Leipzig.

KENT, W. S., 1880-1882, A Manual of Infusoria.

KRAMP, P., 1911, Report on the Hydroïds (*Danmarksexpeditionen til Gronlands Nordostkyst*, Bd. 5.)

LAACKMANN, H., 1910, Zur Kenntnis der Heterotrichen Infusoriengattung Folliculina. (*Deutsche Südpolarexpedition*, Bd. 12, *Zool.* 4.)

LAMARCK, J. B., 1816, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. (II). Paris, 1816.

LEIDY, J., 1859, Freia americana. (*Proc. of the Acad. of Nat. Hist. Philadelphia.*)

LEVANDER, K. M., 1894, Materialen zur Kenntnis der Fauna in d. Umgebung von Helsingfors usw. I. Protozoa. (*Acta pro fauna et flora fennica*, Bd. 12.)

LEVINSEN, 1893, Annulata, Hydroida, etc. (*Kanonbaaden « Hauchs » Togler*) *Kjøbenhavn.*

LUND, E. J., 1917, Reversibility of morphogenetic processus in Bursaria. (*Journ. of exp. Zool.*, vol. 24, p. 1.)

MERESCHKOWSKY, C., 1879, Studien über die Protozoen des nördlichen Russlands. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 16.)

MÖBIUS, K., 1886, Ueber den Bau der adoralen Spirale hetero- und hypotricher Infusorien usw. (*Biol. Centralbl.*, Bd. 6.)

— 1887, Das Flaschentierchen *Folliculina ampulla*. (*Abhandl. d. Naturwiss. Vereins in Hamburg*, Bd. 10.)

— 1887, Bruchstücke einer Infusorien fauna der Kieler Bucht. (*Arch. f. Naturgesch.*, Bd. 54.)

MÜLLER, O. F., 1786, Animalcula Infusoria fluviatilia et marina. (*Op. posth. cura O. Fabricii. Hafniae.*)

PENARD, E., 1919, On *Folliculina boltoni* (S. Kent). (*Journ. Roy. Microsc. Soc.*, 1919, p. 305.)

PEREJASLAWZEWA, S., 1885, Protozoen des Schwarzen Meeres. (*Abhandl. d. naturwiss. Naturf. Ges. Odessa*, Bd. 10.)

REES, J. VAN, 1884, Protozoaires de l'Escaut de l'Est. (*Tijdschr. d. Noderl. Dierk. Vereenig.* Suppl. D, 1, Aufl. 2.)

RYDER, J. A., 1880, On the occurence of *Freia producta* Wright, in the Chesapeake Bay. (*Am. Nat.*, vol. 14.)

SAHRHAGE, H., 1917, Ueber die Organisation und den Teilungsvorgang des Flaschentierchens. (*Folliculina ampulla.*) (*Arch. f. Protistenkunde*, Bd. 37, pp. 139-174.)

SCHMAL, O., 1926, Die Neubildung des Peristoms bei der Teilung von *Bursaria truncatella.* (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 54, p. 359.)

STEIN, FR., 1867, Der Organismus der Infusionstiere. II : Darstellung der neuesten Forschungsergebnisse über Bau, Fortpflanzung und Entwicklungsgeschichte der Infusionstiere.

THOMSEN, R., 1921, Einiges über die Morphologie von *Folliculina boltoni.* (*Arch. f. Protistenk.*, Bd. 44, p. 83.)

VANHOFFEN, E. V., 1898, Fauna und Flora Grönlands. (*Aus Drygalsky, Gronland Exped.*, 1898.)

WALLENGREN, H., 1901, Zur Kenntnis des Neubildungs- und resorptions processes bei der Teilung der Hypotrichen Infusorien. (*Zool. Jahr. Abt. f. Anat.*, Bd. 25, p. 1.)

WRIGHT, STR., 1858-1859-1862, Description of a new Protozoa, etc., *Lagotia viridis, hyalina, atropurpurea* (*producta, stylifer*). Scottische und Irische Küsten. *Freia* (*obstretica*, 1862). (*Edinburgh n. philos. Journ.*, Bd. 8, 1857, p. 277, Bd. 10, 1859 et ultérieurement 1862.)

— 1862, Observations on British Protozoa. (*Quarterly Journ. of microsc. Sc.*, vol. 2, p. 217.)

UNE NARCOMEDUSE PARASITE D'UN VER POLYCHETE

PAR

D. DAMAS (Liége).

En examinant le matériel pélagique provenant de la campagne atlantique de l'*Armauer Hansen*, mai-juin 1922 (1), notre attention a été attirée par la présence de corps étrangers inclus dans la cavité coelomique de certains Tomoptéris. Ces formations avaient l'apparence de petites actinules. Elles ne pouvaient être confondues avec les œufs sphériques ou les masses spermatiques que l'on trouve fréquemment dans les parapodes de ces vers.

Ces corps ayant été extraits de la cavité, il fut immédiatement reconnu qu'il s'agit d'un Hydrozoaire bourgeonnant, qui se transforme en une Narcoméduse.

La présence d'une méduse parasite dans la cavité coelomique d'un ver polychète nous parut un fait digne d'attention. Nous avons revu soigneusement notre matériel à ce point de vue, ce qui nous a conduit à examiner, non seulement les vers infectés, mais aussi la collection des Narcoméduses rassemblées. Nous présentons ici un résumé de nos observations.

Détermination spécifique de l'hôte.

Disons tout d'abord que les parasites ont été observés uniquement dans des spécimens de Tomoptéris de grande taille.

On sait que la détermination des Tomoptéris n'est pas chose facile. Rosa, A. Malaquin et F. Carin ont mis de l'ordre dans ce groupe et insisté sur la valeur taxonomique des organes glandulaires qui garnissent des pinnules : les rosettes, les glandes hyalines et les glandes chromophiles, que l'on n'étudie bien que sur des préparations colorées, de préférence, par l'hématoxyline.

(1) La croisière de 1922 de l'*Armauer Hansen* a été rendue possible par une subvention du Patrimoine de l'Université de Liége. (Voir D. Damas, 1922.)

Nous basant sur leurs études, nous avons rapporté nos spécimens infectés à l'espèce *Tomopteris Nisseni* (Rosa).

C'est la plus grande forme du groupe. Elle atteint et même dépasse 70 mm. de longueur et appartient à la faune des zones intermédiaires que l'on qualifie trop souvent de faune bathypélagique.

Matériel d'étude.

Nous avons disposé pour notre étude d'un matériel fort restreint. Parmi 52 *Tomopteris Nisseni* récoltés, 8 seulement se montrèrent contenir des stades de la méduse parasite.

Voici le tableau du matériel que nous avons eu à notre disposition.

Tableau des captures de Tomopteris Nisseni Rosa faites au cours de la compagne atlantique de l'« Armauer Hansen » en mai-juin 1922.

Station.	Date.	Situation.	Engin (1).	Longueur du câble.	Tomopteris Nisseni.	Tomopteris infectés.
4	10 - V - 22	47° 19′ N - 7° 6′ W	F. p. 3 m.	300 m.	4	1
6	20 - V - 22	38° 20′ N - 9° 20′ W	F. p. 1 m. F. p. 3 m.	1000 m. 2000 m.	1 31	4
14	26 - V - 22	34° 41′ N - 9° 30′ W	F. p. 3 m.	2120 m.	5	2
23	2 - VI - 22	32° 12′ N - 10° 20′ W	Ch. P.	2000 m.	3	
26	5 - VI - 22	31° 56′ N - 14° 53′ W	Ch. P.	1500 m.	1	
28	9 - VI - 22	32° 16′ N - 17° 30′ W	F. p. 1 m. Ch. P.	1500 m. 2500 m.	1 1	
30	11 - VI - 22	33° 14′ N - 19° 38′ W	F. p. 3 m.	2000 m.	2	1
35	19 - VI - 22	38° 38′ N - 25° 58′ W	F. p. 1 m.	1000 m.	2	
43	26 - VI - 22	47° 10′ N - 18° 2′ W	F. p. 3 m.	2250 m.	1	
				Total . . .	52	8

(1) Dans ce tableau :

F. p. 3 m. désigne le grand filet pélagique de 3 m. d'ouverture;
F. p. 1 m. désigne le filet de soie à bluter d'un mètre d'ouverture;
Ch. P. désigne le chalut de Petersen.

Tous ces engins ont été traînés horizontalement pendant 4 à 6 heures. La profondeur atteinte par l'engin descendu et traîné ouvert peut être estimée au tiers de la longueur du câble.

Le taux d'infection (16 % environ) est relativement élevé et nous sommes surpris que cette association singulière n'ait pas été reconnue par les excellents spécialistes qui ont eu à leur disposition des collections importantes de ce Polychète pélagique.

Deux circonstances ont grandement facilité notre étude : en premier lieu, la conservation du matériel est relativement bonne. On en jugera par nos dessins et surtout par les images des coupes microscopiques. D'autre part, chacun des spécimens infectés contient une série assez étendue de stades différents et les huit vers parasités nous ont permis d'observer les phases du développement depuis le début de l'infection jusqu'à la sortie de la méduse complètement formée

Ainsi, dans trois vers, nous trouvons uniquement des formes très jeunes : groupes cellulaires dont les éléments ne sont pas encore différenciés en feuillets germinatifs, morula, planula et jeunes actinules (fig. 1 à 5, pl. I). Dans deux autres, ces actinules, plus grandes, nous montrent la formation des tentacules, en même temps qu'un bourgeonnement stolonial intense (fig. 5 à 12, pl. I). Enfin, plusieurs autres *Tomopteris* avaient la cavité coelomique distendue par de nombreuses grappes de méduses ou par des méduses complètement développées. Nous avons même eu la chance inespérée de rencontrer une méduse saisie au moment de son évasion.

En redoublant de soin dans la préparation de ce matériel restreint, nous avons pu retracer avec certitude la vie intracoelomique de la méduse.

Nous sommes aussi en mesure d'émettre une opinion sur les relations zoologiques de cette larve. L'abondant matériel de Narcoméduses recueillies au cours de la croisière nous a rendu de grands services à cet égard.

Mode d'infection du ver.

La nature même de l'objet nous empêche d'être affirmatif quant au mode d'infection du ver par les germes de la méduse : l'expérimentation seule pourrait résoudre ce problème avec certitude. Elle est exclue par la force même des choses.

Si l'on examine avec soin les individus porteurs de quelques rares germes encore jeunes, on constate la présence de nombreuses cellules libres isolées ou réunies en petits groupes. Nous nous sommes demandés si elles appartiennent au cycle de développement du parasite.

On serait d'autant plus tenté de répondre par l'affirmative, que dans les *Tomopteris* indemnes ces cellules sont absentes, comme aussi dans les individus porteurs de parasites d'âge avancé. D'autre part, on a décrit chez d'autres Narcoméduses des faits extrêmement curieux qu'il aurait été intéressant de retrouver dans cette forme. Chez *Cunina proboscidea*, METSCHNIKOFF (1886) (1) et WOLTE-

(1) METSCHNIKOFF (1886), *Arb. Zool. Inst. Wien*, Bd. 6. (EMBRYOL. STUDIEN. Wien.)

RECK (1905) (1) ont constaté que des cellules germinales amoeboïdes dites neutres émigrent des gonades mâles ou femelles, pénètrent dans les poches endodermiques et la substance gélatineuse de la subombrelle et se divisent. Ces cellules s'unissent ensuite deux à deux de telle manière que l'une englobe l'autre. La cellule interne se divise ensuite et donne naissance à un embryon. La cellule enveloppante grandit, émet des pseudopodes. Elle véhicule, attache et nourrit l'embryon. C'est une cellule embryophorale. Ces observations n'ont pas été entièrement confirmées par STSCHELKANOWZEFF (1905, 1906) (2). Toutefois des constatations très analogues ont été faite par BIGELOW (1909) (3) chez *Pegantha smaragdina*. Au début, la cellule destinée à former l'embryon est incluse dans une cellule embryophorale qui assure sa migration dans l'endoderme de la paroi gastrique.

Il eût été intéressant de retrouver des faits similaires chez notre méduse parasite. Nous les avons recherchés. Nous n'avons rien constaté de semblable.

Les cellules isolées nous ont paru différer par l'aspect de leur protoplasme et par la taille de leur noyau des éléments observés dans les embryons. Nous n'avons observé aucun cas pouvant être interprété comme englobement d'un embryon par une cellule embryophorale.

Nous excluons donc ces cellules isolées de la lignée embryonnaire et nous les considérons comme des éléments appartenant au polychète, cellules du liquide coelomique dont nous aurons à discuter plus loin la multiplication à cette phase précoce de l'envahissement parasitaire.

Premiers stades connus de l'infection : L'embryon primaire et sa fragmentation.

Nous sommes donc dans l'ignorance totale du mode d'infection. Par contre, les images 1 et 2 de notre planche I appartiennent indubitablement à l'évolution de la méduse parasite.

Ce sont des masses cellulaires pleines. Les unes sont petites, sphériques ou ovoïdes (fig. 2, pl. I). D'autres sont plus volumineuses, irrégulièrement lobées (fig. 1, pl. I).

Elles sont toujours logées dans les parapodes. Chacun des trois *Tomopteris* qui nous ont présenté ces stades initiaux en contenait un nombre important. Ils sont retenus entre les fibres musculaires qui traversent la cavité parapodiale, sans qu'ils y soient spécialement attachés. Parfois des masses semblables sont logées au fond de la pinnule et paraissent ancrées, moulées contre le tube mus-

(1) WOLTERECK (1905), *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell.*, 15. Jahrg.

(2) STSCHELKANOWZEFF (1905), *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 17; (1906), *Zool. Centralbl.*, Bd. 13.

(3) BIGELOW, H. B. (1909), *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, vol. 37.

culo-cutané, auquel elles adhèrent par une large base. C'est le cas notamment de la formation représentée dans la figure 2, planche I.

Deux opinions peuvent être défendues quant à la signification de ces stades.

Ou bien on considérera les petites masses arrondies de la figure 2, planche I, comme représentant les stades initiaux de l'infection et l'on admettra que, par un phénomène de croissance progressive, chacune de ces boules est destinée à fournir un corps lobulé analogue à la figure 1, planche I.

Ou bien, au contraire, ce dernier représente un état initial qui, par fragmentation, donne des masses arrondies individualisées.

Nous croyons que cette dernière interprétation est exacte. Voici nos raisons:

1. Dans les groupes irréguliers, les cellules sont disposées sans ordre apparent; dans les sphères, elles sont disposées avec plus de régularité.

2. De la surface des groupes se détachent des formations arrondies, identiques aux éléments indépendants de la figure 2, planche I.

3. Si les sphères isolées donnaient naissance à des groupes irréguliers, le nombre de ces derniers serait, à un moment donné, considérable; or, le contraire est vrai : les masses irrégulières sont très rares; un examen attentif nous a fait en rencontrer quelques unités seulement. Par contre, les sphères sont beaucoup plus communes.

4. A partir de la sphère, nous pouvons suivre pas à pas le développement du polype et de la méduse.

En conséquence, nous considérons comme stade initial certain les masses lobuleuses accolées aux tissus des parapodes, à tel point qu'il est impossible de les détacher sans les briser. Nous les appelons les *embryons primaires*.

Ces masses subissent une fragmentation multiple intense. Ils nous montrent un premier mode de multiplication larvaire.

L'embryon secondaire et sa division.

Nous interprétons donc le groupe représenté dans la figure 2 comme le résultat de la fragmentation d'une larve primaire. Chacune des sphères qui le composent comprend au minimum une quinzaine de cellules qui ne présentent pas une disposition nette en feuillet. Aucune limite ne sépare encore les éléments superficiels et internes. Bien que ne provenant pas directement d'un œuf, ces masses arrondies méritent le nom de morula.

Ces petits groupes cellulaires sont libres dans le coelome et les mouvements de contraction du ver les répartissent certainement dans toute la cavité générale.

Les morula peuvent, à leur tour, subir une fragmentation. Mais, plus petites que les embryons primaires, elles se coupent seulement en deux. Nous en trouvons un exemple dans l'individu signalé par un astérique.

Formation de la planula.

Dans la suite, les morula libres grandissent et, en même temps, il s'opère une séparation des cellules superficielles et internes. L'ectoderme s'isole de l'endoderme par une limite de plus en plus nette. A ce moment la larve est encore massive. Elle n'a pas de cavité gastrique; c'est une planula formée par délamination secondaire.

Que cette planula peut également se multiplier, c'est ce que démontre la figure 4, planche I. La sphère s'allonge, s'étrangle et se coupe. Cette bipartition se répète certainement à plusieurs reprises.

Transformation de la planula en polype et formation du stolon prolifère (fig. 5 à 9, pl. I).

Avec l'apparition des feuillets, l'allure des processus de multiplication change de caractère.

La planula augmente de taille. En même temps, sa forme extérieure se modifie (fig. 5, pl. I). Elle s'allonge et devient pyriforme. Simultanément son endoderme se creuse. Il apparaît dans la portion renflée une cavité gastro-vasculaire ou archentérique autour de laquelle les cellules s'organisent en un épithélium relativement mince. L'extrémité amincie de la larve reste pleine et les cellules endodermiques y demeurent massées en un axe épais.

Ainsi se crée une opposition entre les deux parties de la larve. Leur destinée est très différente. La portion renflée et creuse devient un polype qui se garnit de tentacules, tandis que la portion conique et pleine représente l'ébauche d'un stolon prolifère.

Si l'on se borne à considérer les figures 6, 7, 8, 9 et 10, planche I, on est tenté de comparer la larve à une actinule dont le corps globuleux, pourvu de 1,2 ou 4 tentacules, se prolonge en un hypostome fermé de plus en plus allongé. Il n'en est rien. Disons, pour prévenir toute erreur d'interprétation, que ce soit-disant hypostome est un stolon prolifère (st.). Il part de la face dorsale du polype. On le verra avec évidence lorsque, à un stade plus avancé, celui-ci se transformera en méduse (fig. 13, pl. I; fig. 1, 2, 3, pl. II). Mieux encore, lorsque la bouche se perce, elle s'ouvre au côté opposé au stolon. Celui-ci est porté par la face dorsale de la cloche. Il est en situation aborale.

La transformation du polype, concomitante à l'accroissement de la taille et l'expansion de la cavité archentérique, comporte la formation des tentacules. Une rangée de cellules endodermiques empilées soulève l'ectoderme; car, dès le début, les tentacules sont pleins. Ils ont immédiatement le caractère des tentacules de Narcoméduses.

Ces tentacules se forment successivement. Après la poussée d'un premier (fig. 7, pl. I), il s'en forme un second au côté opposé (fig. 8, pl. I), puis deux

autres s'intercalent à peu près simultanément entre les tentacules primaires (fig. 10, pl. I). Dans la suite il s'interposera des tentacules de troisième ordre. Mais les divers quadrants ne suivent pas un développement égal. Dans les individus représentés par nos planches, le nombre final de tentacules est de 9 ou 10, ce qui suppose la formation d'un tentacule supplémentaire dans un ou deux des quatre octomères. Nous aurons à revenir sur la question de la variabilité du nombre des tentacules. Ceux-ci sont immédiatement capables de s'étendre considérablement, et dans le bouton terminal quelques nématocystes se différencient bientôt.

Pendant que se forment les premiers tentacules, le stolon s'allonge (fig. 7, 8, 9, pl. I), s'épaissit à son extrémité distale, qui se creuse (fig. 10, pl. I). Cette ampoule se transforme ensuite en un polype qui se garnit de tentacules.

Les deux polypes, primaire et secondaire, sont réunis par un tube plein qui se renfle en un point de son trajet. Dans la figure 10, planche I, le renflement que porte la base du pédoncule stolonial est le premier indice d'un bourgeon latéral. Cette extroflexion, devenue creuse, s'isole à son tour.

Ainsi se forment les grappes d'individus que représentent nos figures 11 et 12, planche I. Elles se constituent de deux individus terminaux vésiculeux, reliés par un pédoncule fortement dejeté qui porte des polypes insérés à diverses hauteurs. Le groupe de la figure 12, le plus complexe, comprend 9 individus. Nous en avons observé de plus compliqués encore. Certaines grappes sont formées de 15 à 20 individus.

Ces groupes se scindent : le stolon prolifère se coupe à mi-longueur. Un individu né par bourgeonnement latéral devient ainsi terminal et les grappes, complexes au début (fig. 12, pl. I), se résolvent en groupements plus simples (fig. 13, pl. I; fig. 1, 2, 3, pl. II), où l'opposition entre l'individu le plus avancé dans son développement et les nouveaux bourgeons est de plus en plus accentuée.

Transformation des polypes en méduses.

Quelle que soit leur situation sur le stolon, tous les polypes se transforment en méduses en subissant les mêmes modifications. Cette transformation est directe et progressive.

Les figures 12 à 13 de la planche I et les figures 1, 2, planche II en donnent une idée générale.

Au début (fig. 12, pl. I), le corps du polype est vésiculeux. Les tentacules sont insérés suivant un cercle qui le divise en deux moitiés inégales; l'une, la future face orale, est fortement bombée; l'autre, représentant la face aborale ou stolonifère, est plus plate.

Dans la suite (fig. 13, pl. I, et pl. II) le corps du polype tend vers la forme discoïde. Il se présente comme une lentille biconvexe et son contour devient

nettement polygonal par suite de la présence des tentacules en situation marginale.

Puis, le contour s'altère (fig. 2, pl. II). Les espaces intertentaculaires se développent en festons et débordent au delà des tentacules, qui sont ainsi reportés vers la face dorsale. Ces festons sont creux et en communication large avec l'estomac central. Il se forme des poches gastrales intertentaculaires. A ce stade, la face dorsale se bombe, tandis que la face orale se creuse.

Dans l'individu représenté par la figure 3, planche II, en vue dorsale, ces poches gastrales se sont fortement approfondies et chacune d'elles se termine en un lobe qui porte l'ébauche d'une rhopalie, statocyste en pendeloque. Entre les festons se trouvent des échancrures où s'insèrent les tentacules. Les festons sont d'ailleurs réunis par une membrane qui régularise le bord.

La figure 4, planche II, montre une méduse complètement développée ou, du moins, prête à sortir, vue par sa face orale. Le disque, profondément creusé, laisse voir au centre un épaississement cellulaire où la bouche se perce. Un vélum circulaire prolonge le bord de la cloche festonnée. Dans les encoches marginales, les tentacules, fortement rejetés vers le dos, sont prolongés par autant de bourrelets de nématoblastes, les péronies caractéristiques de Narcoméduses. Chaque feston est garni d'une rhopalie.

Modification des cavités gastrales.

A ce stade, la disposition exacte des cavités internes est difficile à préciser par l'examen des spécimens entiers. Or, on attache un intérêt considérable à leurs relations. La définition des genres dans l'ordre des Narcoméduses repose pour une grande part sur la configuration des cavités gastrales et leurs rapports, d'une part, avec les tentacules, d'autre part, avec le canal marginal.

Il faut donc préciser les transformations de la cavité gastrale, et pour cela la méthode des coupes est indispensable. Nous nous aiderons, dans notre exposé, des figures des planches III et IV. Elles représentent 5 stades, qui répondent sensiblement aux individus 12 à 13 de la planche I et 1 à 4 de la planche II.

Le premier stade peut se comparer à la figure 13, plache I. La figure 1, planche II, représente une section passant par l'axe du polype et du stolon prolifère. A ce moment, les dispositions sont fort simples. La cavité gastrale occupe tout le centre de la larve lenticulaire. Les tentacules sont marginaux et leur axe de cellules empilées prolonge directement l'endoderme. Il faut toutefois attirer l'attention sur les modifications de l'ectoderme. La bouche se creusera au centre du bourrelet épaissi qui se forme au milieu du disque oral. D'autre part, un léger épaississement, indiqué par une croix, se marque sous chacun des deux tentacules. Sa signification deviendra plus claire dans la suite.

Le stade 2 répond à la période initiale de la formation des poches gastrales (cf. fig. 2, pl. II). La face orale devient aplatie. La coupe axiale (fig. 2, pl. III)

passe, du côté droit, entre deux tentacules et montre la poche largement ouverte dans la cavité gastrale. A gauche, la section intéresse l'insertion d'un tentacule. Celui-ci n'est plus en situation marginale : il est reporté vers la face aborale par la formation d'un repli ectodermique épais, où s'insinue une lamelle de mésoglée. Ce bourrelet unit, sous la base des tentacules, deux chambres gastrales contiguës. Les noyaux sombres accumulés sur la face externe de ce bourrelet, contre le tentacule, appartiennent aux nématoblastes de la péronie.

La différenciation se poursuit au stade 3 (fig. 3, pl. III), qui s'intercale entre les figures 2 et 3 de la planche II. Nous représentons également une coupe axiale passant par un tentacule (côté gauche) et dans une poche gastrale (côté droit).

Elle montre :

— que dans le plan intertentaculaire (côté droit de la figure) la poche gastrale tend à s'oblitérer : les deux épithéliums externe et interne s'accolent dans la partie proximale; la cavité persiste cependant dans la partie distale (futur canal marginal);

— que l'endoderme pousse, à l'extrémité de la poche, un bourgeon cellulaire restreint qui soulève l'extoderme; c'est l'origine de la rhopalie, tentacule modifié;

— qu'immédiatement en dedans de cette rhopalie un soulèvement de l'ectoderme, soutenu par la mésoglée, représente le vélum;

— que dans le plan radiaire (côté gauche de la figure) le tentacule, incomplètement séparé de l'endoderme, est rejeté vers le dos;

— qu'en lieu et place de la poche gastrale, interrompue dans les plans radiaires, règne une crête mésogléique importante garnie par la péronie et terminée par un bord vélaire aminci.

Une coupe tangentielle du bord du disque (fig. 4, pl. III) confirme que les poches marginales (p.m.) interradiales, indépendantes et creuses, se sont étendues au delà des tentacules (t.) et les ont rejetés vers le dos. Elles sont réunies par une lamelle de mésoglée (m.) à laquelle l'insertion tentaculaire est reliée par la péronie (p.).

Les figures 1 et 2, planche IV, se rapportent à un stade un peu plus avancé que l'individu représenté par la figure 3, planche II. C'est une méduse détachée du stolon prolifère, dont la bouche, encore imperforée, est indiquée par une saillie conique et dont la mésoglée commence à s'épaissir.

La coupe axiale (fig. 1), prise suivant un plan interradiaire, montre que la cavité gastrale est maintenant limitée à la portion centrale du disque. Son bord externe répond au cercle d'insertion des tentacules (indiqué par un astérisque dans la figure). La portion marginale amincie du disque est soutenue par une lame endodermique qui provient de la soudure des deux épithéliums des poches gastrales, une lame cathamnale au sens de Haeckel. Au bord de l'ombrelle, cette lame reste dédoublée au niveau du canal marginal. Les rhopalies

sont complètement différenciées ainsi que le vélum, fort restreint au niveau des lobes interradiaires.

Le trajet du canal marginal est précisé par la coupe 2, section tangentielle qui intéresse deux espaces interradiaux. Ils sont séparés par le sillon qui prolonge vers le bord l'insertion du tentacule, coupé transversalement à peu de distance de sa base. La péronie, bourrée de nématoblastes, comble partiellement ce creux. Elle est accolée à la subombrelle, sans interposition d'endoderme, trait d'organisation caractéristique des Narcoméduses. Au niveau de l'ancienne poche gastrale, un profond sillon subombrellaire a provoqué la fusion des deux épithéliums externe et interne (lame catamnale). Le canal marginal est intéressé deux fois dans la coupe, et, en suivant les sections, on voit qu'il suit le bord festonné de la cloche et débouche dans la cavité gastrale, à côté de l'insertion tentaculaire.

Dès ce moment la disposition caractéristique des Narcoméduses est ébauchée. Les transformations que subira la méduse parasite avant sa libération sont d'un ordre fort secondaire. L'examen des figures 3 et 4 de la planche IV permet de s'en rendre compte. Tout d'abord, la mésoglée subombrellaire augmente de puissance et forme la masse gélatineuse de la cloche. Dans tous nos spécimens, cette gélification intéresse surtout une portion centrale du disque, qui prend la forme d'un bouton cylindrique.

En second lieu, la bouche se perfore et la cavité gastrale, pour la première fois, est mise en communication avec l'extérieur.

En même temps, les tissus se différencient. Une couche musculaire circulaire se développe aux dépens de la subombrelle; le bourrelet nerveux marginal se forme; le vélum augmente en étendue; les rhopalies sont complètement formées et une vacuole, déjà indiquée au stade 4, creusée dans la cellule distale de l'axe endodermique, marque l'emplacement d'un statolithe que les réactifs ont détruit. Le tentacule (fig. 4, pl. IV), isolé par rapport à l'endoderme, se prolonge contre la paroi de l'estomac par un fort ergot pointu.

En résumé, la cavité gastrale de la méduse subit pendant le cours du développement des modifications très importantes.

Au début, elle est circulaire et les tentacules occupent une position marginale (fig. 13, pl. I; fig. 1, pl. II; fig. 1, pl. III). Le disque médusaire est à ce moment circulaire.

Puis il devient lobé; les tentacules sont ainsi rejetés en position dorsale; il se forme des saillies interradiaires (fig. 2 et 3, pl. II; fig. 2 et 3, pl. III) dans lesquelles la cavité gastrale s'étend en autant de poches.

Par soudure partielle des deux feuillets endodermiques et formation de la lame catamnale, les poches endodermiques s'oblitèrent dans leur portion proximale et centrale, de sorte que la cavité primitive ne persiste que dans la forme du canal festonné (fig. 4, pl. II; fig. 1, 2, 3, 4, pl. IV). La cavité gastrale proprement dite est ainsi diminuée de sa portion marginale et de nouveau réduite à un espace lenticulaire dont la périphérie confine aux tentacules.

Ces résultats confirment pleinement les observations de METSCHNIKOFF, de MAAS, de BIGELOW, de GOETTE, de HADZI quant au mode de transformation du polype primitif en méduse chez les Narcoméduses (1). On peut prévoir que des modifications ultérieures peuvent d'ailleurs se réaliser après la libération de la méduse et cela suivant plusieurs directions qui caractérisent les divers types.

La méduse au moment de sa libération. — Variabilité du nombre des tentacules.

Au moment de leur libération, les méduses mesurent 5 à 7 mm. de diamètre. Elles sont généralement fortement enroulées sur elles-mêmes, par suite de l'exiguïté de la chambre coelomique et à cause de leur compression réciproque.

Leurs tissus sont assez résistants, car la mésoglée est relativement solide.

Ce sont des Narcoméduses typiques présentant un estomac circulaire, prolongé par un canal marginal festonné dans les lobes intertentaculaires.

Le nombre des tentacules est variable. Nous avons observé des méduses à 8, 9, 10 et 11 tentacules. Ce point nous retiendra lorsque nous discuterons la spécificité du parasite.

Ici nous insisterons sur deux aspects de la question :

1° le nombre de tentacules est établi définitivement au stade polype. Aucun tentacule nouveau ne vient s'intercaler à partir du moment où le disque médusaire prend une forme lobée et où les poches marginales poussent entre les tentacules en les refoulant vers le dos.

2° Tous les individus prélevés dans un *Tomopteris* ont le même nombre de tentacules. Ce fait laisse supposer qu'ils proviennent tous d'un germe initial. Dans le nombre de tentacules s'accuse le patrimoine héréditaire commun de tous les produits de fragmentation et de bourgeonnement de ce germe. La variabilité constatée porte sur les diverses lignées issues de germes initiaux différents et est l'expression de la constitution différente de l'embryon initial, issu, selon toute vraisemblance, par fécondation.

Il est sans doute inutile d'insister sur l'intérêt de cette constatation, qui rappelle les cas d'embryons gémellaires ou multiples connus tant chez les Vertébrés que chez les Invertébrés.

Mode de nutrition du parasite.

Que les larves et les méduses auxquelles elles donnent naissance tirent leur nourriture du ver qui les héberge, le fait ne peut être mis en doute. Les germes

(1) Ce mode de développement est très différent de celui des autres méduses et a été interprété comme une preuve que les Narcoméduses représentent un type spécial (cas de convergence).

initiaux sont totalement privés de vitellus nutritif; ils se multiplient activement par fragmentation; ils grandissent, bourgeonnent et leurs produits se transforment en méduses qui, au moment de leur libération, atteignent 5 à 7 mm. de largeur.

Cette nutrition se fait par osmose : la bouche du polype, comme de la méduse, n'est pas ouverte et aucune nourriture figurée n'est contenue dans la cavité gastrale. Il faut admettre que le liquide coelomique du ver passe à travers l'ectoderme relativement épais, presque cylindrique, du parasite.

Celui-ci est à tout moment entièrement libre dans la cavité du coelome. Les jeunes polypes y flottent sans prendre d'adhérence au tube musculo-cutané ou au tube digestif; les stades les plus avancés et en particulier les méduses sont, à cause de leur taille, coincés et souvent écrasés les unes contre les autres dans les interstices des organes. Mais il est toujours aisé de les détacher par des pressions et des tractions délicates.

La figure 8 de la planche I mérite de retenir notre attention. Elle montre quelques cellules ectodermiques particulièrement saillantes sur le stolon et suggère l'idée que l'ectoderme serait capable de produire des pseudopodes par lesquels la larve s'accrocherait aux tissus de l'hôte ou même les absorberait. De semblables figures ont été observées à plusieurs reprises, toujours au stade polype.

La rareté de ces images impose cependant la conviction que la nutrition du parasite se fait principalement par osmose.

Influence du parasite sur son hôte et castration parasitaire.

Le parasite prend dans la cavité générale du ver la place occupée normalement par les œufs et les masses spermatiques.

Les *Tomopteris* récemment infectés, c'est-à-dire porteurs des germes jeunes, montrent dans leurs parapodes des ébauches génitales très évidentes. La gonade se présente comme une masse assez volumineuse dépendant de l'épithélium cœlomique d'où se détachent des groupes cellulaires. Chez la femelle il se différencie ainsi des groupes de huit cellules qui deviennent libres dans la cavité générale. On sait, par les belles recherches de Chun, que de ces huit éléments, un seul devient l'œuf mûr. Il grossit aux dépens de ses congénères qui entrent en dégénérescence.

La présence d'ébauches génitales développées dans les parapodes prouve que l'infection se fait à un âge déjà avancé du Polychète.

Les embryons primaires et les morula et planula qui en dérivent sont mélangés avec ces produits génitaux et il faut prêter une attention très soigneuse pour distinguer, par l'aspect cellulaire, les éléments du ver et les premiers stades du polype.

A ce moment d'ailleurs la cavité des parapodes contient un nombre anormal d'éléments cellulaires libres. Ce sont vraisemblablement des éléments lymphatiques. Dans un *Tomopteris* normal, le liquide coelomique contient un nombre très restreint de globules blancs. Il semble donc que l'entrée du parasite provoque une réaction qui se traduit par une pullulation des éléments de défense. Elle n'est que passagère. Ces éléments ne se retrouvent pas aussi nombreux dans un ver hébergeant des méduses développées.

Ceux-ci sont toujours privés de toute trace de gonade. Elles ne nous auraient pas échappé, puisque nous préparons chaque fois la série complète des parapodes. La résorption des gonades est donc un fait certain. Le développement du parasite provoque la castration complète du ver.

Libération de la méduse.

Nous n'avons pas observé le *Tomopteris* et son parasite vivants; nous ne savons donc pas d'une manière certaine comment se fait la sortie de la méduse.

Nous rapporterons cependant à ce sujet une observation intéressante. Celui des vers polychètes qui contenait les méduses les plus avancées montrait une de celles-ci engagée dans une déchirure à la base d'un parapode. Son corps faisait à moitié saillie à l'extérieur. Fait accidentel, provoqué par les contractions violentes du ver lors de sa capture, ou incident habituel de la sortie du parasite? La question se pose.

Si l'on examine de plus près la disposition des couches musculaires sur le corps d'un *Tomopteris*, on constate que les fibres forment un entrelac d'éléments disposés perpendiculairement les uns aux autres et croisant l'axe longitudinal suivant un axe de 45°. Au niveau des parapodes, les fibres embrassent le tronc cylindrique de l'appendice. Il en résulte qu'au niveau de l'insertion du parapode sur le corps il existe un endroit de moindre résistance où la couche musculaire est plus faible. C'est ce point qui a cédé dans le cas observé.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il nous paraît vraisemblable que l'évasion de la méduse se fait par effraction.

La méduse libérée : **Cunina lativentris** Gegenbaur.

Que devient la méduse après sa libération? Peut-on la reconnaître parmi les Narcoméduses de l'Atlantique nord-oriental?

Nous avons été fortement aidé dans cette recherche par l'examen de la collection relativement importante faite au cours de la croisière de l' « Armauer Hansen ». Elle contient des spécimens des espèces suivantes : *Cunina proboscidea*; *Cunina lativentris* Gegenbaur; *Pegantha Martagon* Haeckel; *Solmissus incisa* (Fewkes); *Aeginura Grimaldii* Maas; *Aegina citrea* Eschscholtz; *Solmundella bitentaculata* Browne, ainsi qu'une forme nouvelle. Elle contient, on le voit,

des représentants de toutes les espèces nord-atlantiques, à l'exception de *Solmaris corona*. Cette dernière paraît être absente ou du moins rare en dehors des parages de l'Irlande, d'où elle se répand en été vers la Scandinavie et la mer du Nord.

Parmi ces Narcoméduses, l'attention se fixe immédiatement sur *Cunina lativentris* GEGENBAUR (1). Elle offre avec la méduse parasite les ressemblances suivantes :

Forme et aspect. C'est une méduse peu élevée. La mésoglée centrale de la cloche a la forme d'un disque. La portion marginale festonée est ordinairement fortement contractée.

Nombre de paramères. Huit à douze tentacules et lobes marginaux. Sur 41 exemplaires nous trouvons la variation suivante :

Nombre de tentacules et de lobes.	Nombre d'individus.
8	1
9	10
10	26
11	2
12	2

Cette variabilité correspond bien avec celle que nous avons constatée chez la méduse parasite :

Présence d'un canal festonné perméable.

Forme de la cavité gastrale. Le nom spécifique *lativentris* fait allusion à la présence chez cette méduse de poches gastrales perradiales relativement larges. Il y aurait là une différence très importante avec la méduse parasite, dont l'estomac est circulaire.

Mais l'examen comparatif de nombreux spécimens réduit singulièrement la valeur de cette différence. Les poches n'existent pas dans de jeunes méduses mesurant 7 à 10 mm. de diamètre. Elles se forment pendant la croissance en diamètre de la cloche. Au début elles sont relativement étroites, puis s'élargissent considérablement et finalement représentent des sacs quadrilatères séparés les uns des autres par des encoches profondes et étroites. En d'autres termes, la dis-

---

(1) Bibliographie de *Cunina lativentris* GEGENBAUR.

GEGENBAUR (1856), *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. 5, p. 260, Taf. 10, fig. 2

HERTWIG, O. et R., *Nervensystem. Sinnesorgan der Medusen*; (1879), pp. 15, 30, etc., Taf. 1, fig. 1-6; Taf. 10, fig. 4 (histologie).

HAECKEL (1879), *System der Medusen*, p. 320.

MAAS (1904), *Results. Camp. Prince de Monaco*, fasc. 28, p. 31.

MAYER (1910), *Medusae of the World*, II, p. 476.

= (?) *Cunina campanulata* :

ESCHSCHOLTZ (1829), *System der Acalephen*, p. 116, Taf. 9, fig. 2*a-b*.

position de la cavité gastrale se modifie dans le cours de la croissance et les poches apparaissent tardivement.

Nous croyons pouvoir conclure que notre méduse parasite de *Tomopteris* appartient à l'espèce *Cunina lativentris* GEGENBAUR.

Distribution de Cunina lativentris.

Celle-ci a été décrite par GEGENBAUR et a servi de sujet d'étude aux frères HERTWIG pour leurs belles recherches sur l'histologie des organes des sens.

C'est peut-être la même forme qu'ESCHSCHOLTZ a décrite en 1829 sous le nom de *C. campanulata*. Mais la description et les figures de cet auteur sont trop vagues, trop inexactes ou incomplètes pour permettre d'en juger, et mieux vaut, avec MAYER, laisser tomber ce nom dans l'oubli.

D'après O. MAAS, « c'est une Narcoméduse des plus communes et des plus frappantes de la Méditerranée, apparaissant dans tous les ports dans le plancton du printemps, mais se trouvant aussi dans l'Atlantique pendant toute l'année ». Nous ignorons sur quelles observations se basent ces affirmations. Cette forme n'est pas citée par MAAS parmi les Narcoméduses recueillies dans l'océan Atlantique par le « National » ou par les campagnes du Prince de Monaco.

Voici les dates de capture de notre matériel :

Station.	Date.	Situation.		Engin.	Longueur de câble.	Nombre d'individus.
		Nord.	Ouest.			
9	22 - V - 22	37° 45′	9° 45′	F. p. 3 m.	1000 m.	20
10	23 - V - 22	37° 45′	10° 32	F. p. 1 m.	1000 m.	4
				F. p. 3 m.	2500 m.	4
14	26 - V - 22	34° 41′	9° 30′	F. p. 1 m.	1120 m.	4
				F. p. 3 m.	2120 m.	9
39	23 - VI - 22	43° 32′	24° 45′	F. p. 3 m.	500 m.	1
43	26 - VI - 22	47° 10′	18° 2′	F. p. 3 m.	2250 m.	1

On voit que *Cunina lativentris*, une des formes les plus communes de Narcoméduses, accompagnait régulièrement *Tomopteris Nisseni* dans les pêches exécutées à des profondeurs déjà notables (500 à 2250 m. de longueur de câble).

Le parasitisme et le bourgeonnement larvaire chez les Narcoméduses.

La méduse parasite interne de *Tomopteris* est ainsi rapportée avec grande vraisemblance à une forme du genre *Cunina*, qui, avec les genres voisins *Cunoc-*

tantha et *Pegantha*, offre des exemples de parasitisme et de bourgeonnement larvaires.

On peut distinguer plusieurs modalités.

Première modalité. — La larve donne naissance à un stolon trouvé libre et flottant.

Cas du stolon trouvé par A. G. Mayer [1] en juillet 1904 aux Tortugas, Floride. Il est rapporté à une des générations de *Cunoctantha Köllikeri*.

Deuxième modalité. — L'embryon se développe dans la cavité gastrovasculaire de la mère.

Cas de *Cunina prolifera*. La larve se développe dans la cavité gastrique du parent. A l'état de méduse incomplètement formée elle donne naissance à des bourgeons médusaires produits successivement.

Cas de *Cunina proboscidea*. Metschnikoff [2] et Woltereck [3] admettent que des cellules « neutres » se détachent des gonades mâles et femelles. Elles se divisent dans la mésoglée et dans les poches endodermiques. Une des cellules produites engloberait les autres et, devenant notablement plus grande, émettant des pseudopodes, elle servirait à la fixation, au transport et à la nutrition des cellules englobées, qui seules fournissent l'embryon. Devenu libre dans la cavité gastrale, ce dernier se transforme en une méduse qui bourgeonne d'autres méduses par le pôle aboral. Celles-ci atteignent la maturité sexuelle d'une manière précoce.

Stschelkanowzeff [4] a donné une autre interprétation du phénomène. Les œufs véritables fécondés par les spermatozoïdes subiraient une segmentation totale et formeraient une morula. Celle-ci arrive dans la cavité gastro-vasculaire de la méduse et demeure attachée à la paroi endodermique par un pli de cette dernière. Il n'y aurait pas de cellule embryophorale. La méduse développe quatre tentacules seulement, mais dégénère après avoir formé précocement des produits génitaux qui donnent naissance à une seconde génération dont le sort sera décrit plus loin. Il n'y aurait pas de bourgeonnement larvaire.

Cas de *Pegantha smaragdina* Bigelow [5]. L'œuf probablement fécondé donne naissance à une cellule sphérique qui deviendra la larve et à une cellule vacuoleuse ou cellule nutricière (*nurse cell*). La cellule interne produit une morula. La larve pénètre à travers la paroi endodermique dans la cavité gastrale. Elle donne naissance à une méduse réduite qui bourgeonne par son pore aboral. La libération se fait par la bouche.

---

(1) Mayer, A. G. (1910), *Medusae of the World*, II, p. 465.

(2) Metschnikoff, E. (1886), *Arb. Zool. Inst.* Wien, Bd. 6. (Embryol. Studien un Medusen. Wien.)

(3) Woltereck (1905), *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell.*, 15. Jahrg.

(4) Stschelkanowzeff (1905), *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 17; (1906), *Zool. Centralbl.*, Bd. 13.

(5) Bigelow, H. B. (1909), *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, vol. 37.

Troisième modalité. — L'embryon s'attache sur le manubrium d'une méduse étrangère, habituellement une Trachyméduse.

Cas de *Cunoctantha octonaria*. Il a été étudié par Mc Crady (1), Brooks (2) et H. V. Wilson (3). La larve, planula ciliée, nage librement et s'attache au bord de la cloche de *Turritopsis nutricula*. Elle développe 2, puis 4 tentacules, émigre le long de la subombrelle, s'aidant de ses tentacules. Grâce à un long tube buccal, elle s'insère dans la bouche de *Turritopsis* et devient parasite. Elle bourgeonne par le côté aboral. Chaque méduse formée envoie son manubrium dans la bouche de l'hôte.

Cas de *Cunoctantha parasitica*. La larve s'attache au bord de la cloche et aux lèvres de *Geryonia proboscidea* et pénètre dans la cavité gastro-vasculaire. Elle se développe dans l'estomac et les canaux gastro-vasculaires.

Cas de la seconde végétation de *Cunina proboscidea* et de *Cunina rubignosa*. Les œufs produits par la première génération rudimentaire se développeraient, d'après Stschelkanowzeff, en planula, qui, se fixant sur l'estomac et aux lèvres de *Geryonia*, donneraient par bourgeonnement de nombreux bourgeons médusaires qui, détachés, deviendraient la génération typique de *Cunina probiscidea*.

Cas de *Cunina perigrina*. Bigelow (4) a trouvé un stolon bourgeonnant attaché à la surface subombrellaire de *Rhopalonema velatum*, portant des méduses du type *Cunina peregrina*.

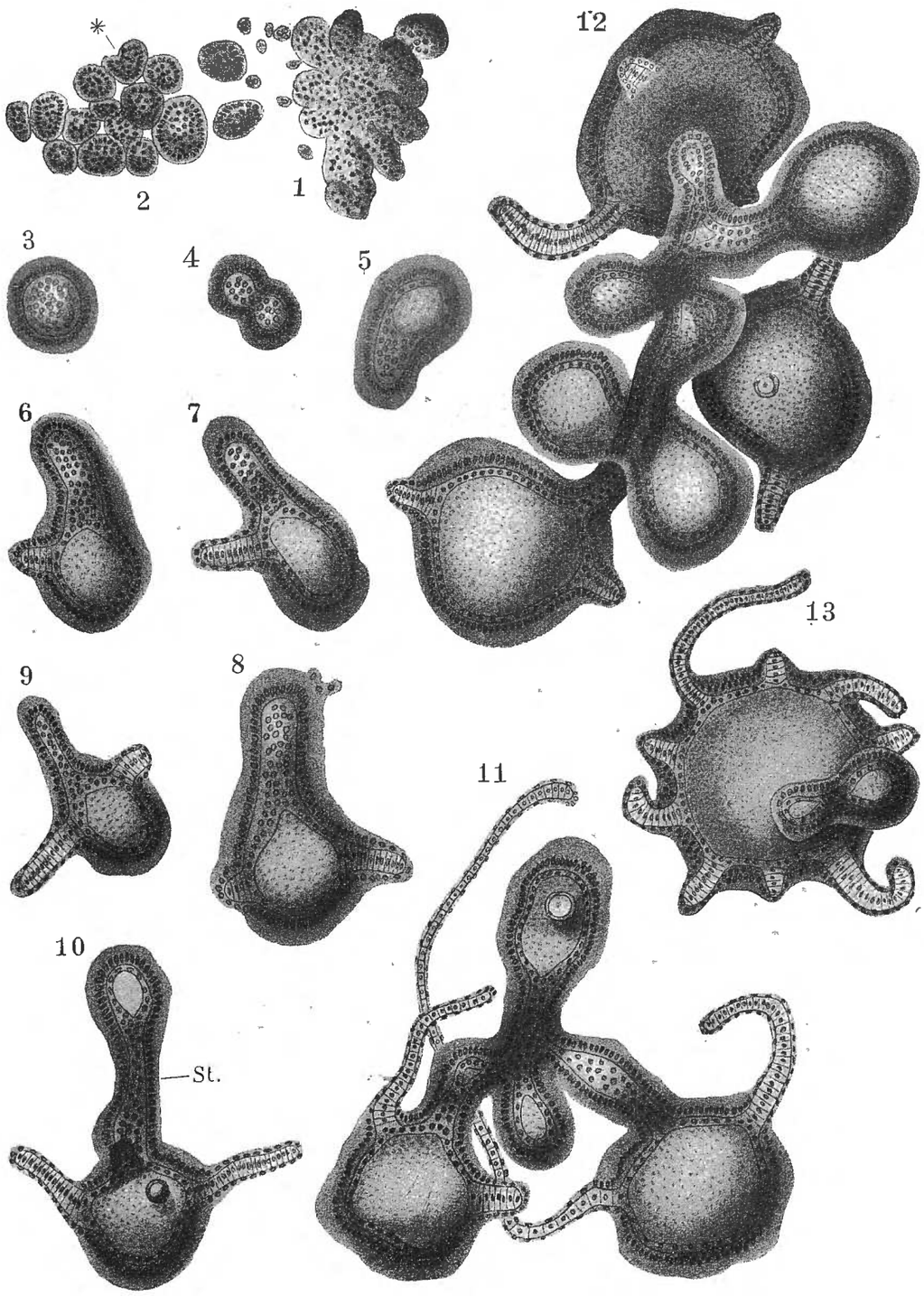
Cunina lativentris nous présente une *quatrième modalité*. La larve devient à un stade très précoce parasite interne d'un ver annelé et bourgeonne de manières variées, par fragmentation du germe initial, par division de la morula, de la planula, par bourgeonnement aboral de la larve et finalement de la méduse. Elle donne ainsi naissance à un grand nombre de méduses qui se libèrent par effraction.

Dans l'état actuel de nos connaissances, cette espèce réalise le cas le plus grave de parasitisme offert par les Narcoméduses et, à ce point de vue, offre un intérêt spécial.

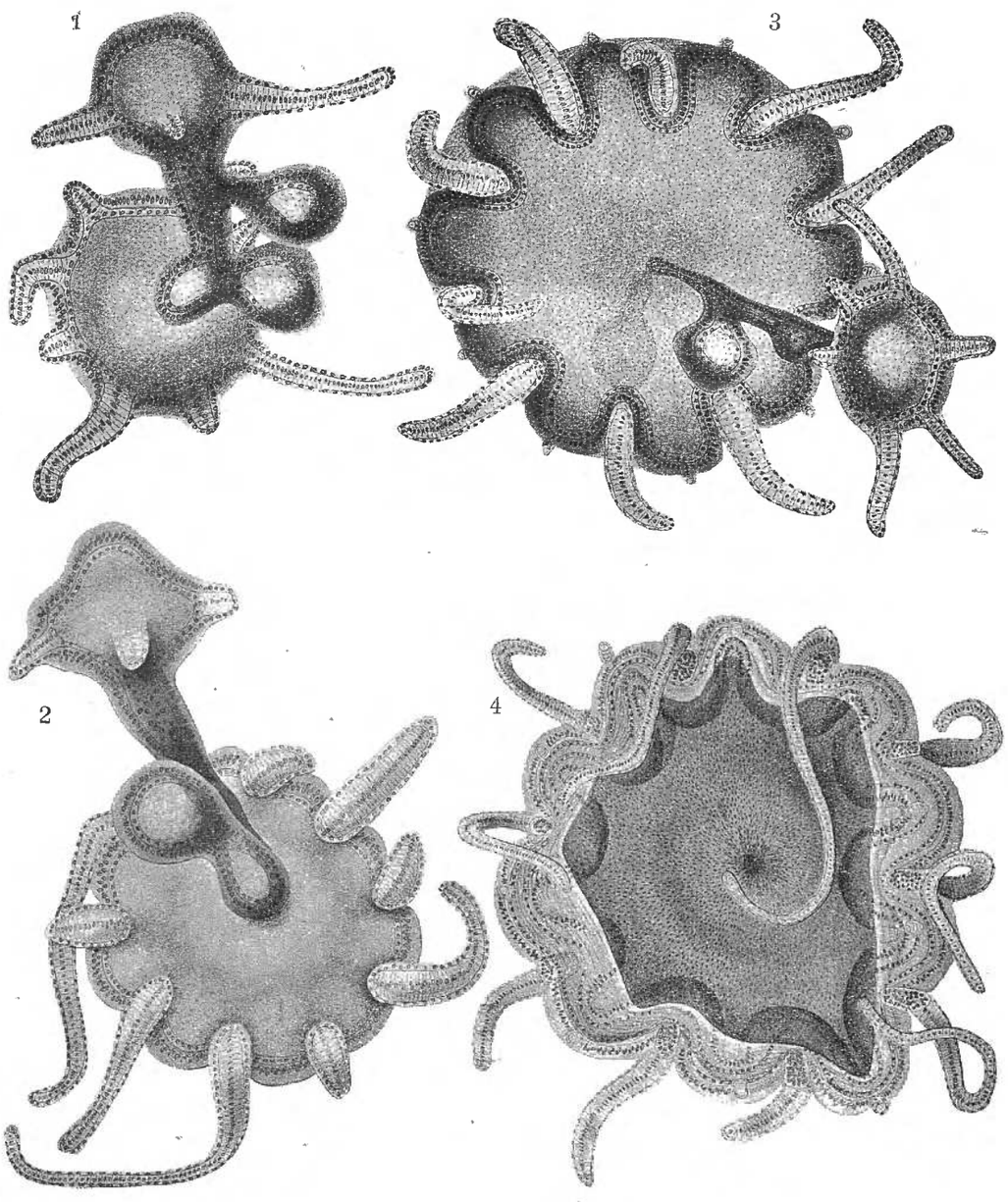
---

(1) Mc Crady (1857), *Proc. Elliott. Soc. Nat. Hist. Charleston. S. C.*, vol. I.
(2) Brooks (1886), *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, vol. 3.
(3) Wilson, H. V., *Studies Biol. Lab. John Hopkins Univ.*, vol. 4.
(4) Bigelow, H. B. (1909), *Loc. cit.*

Pl. I.

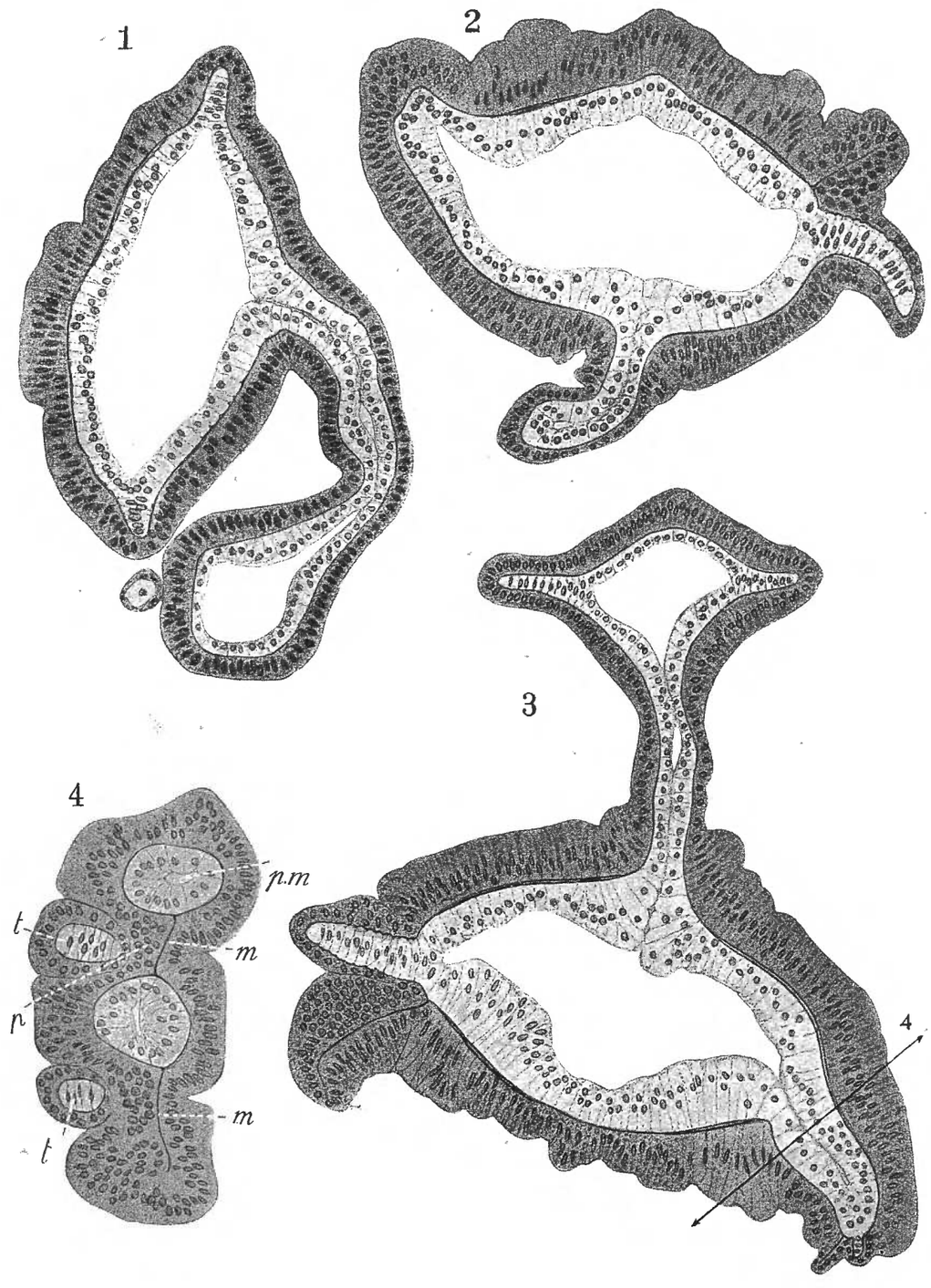


Cunina lativentris GEGENBAUR.



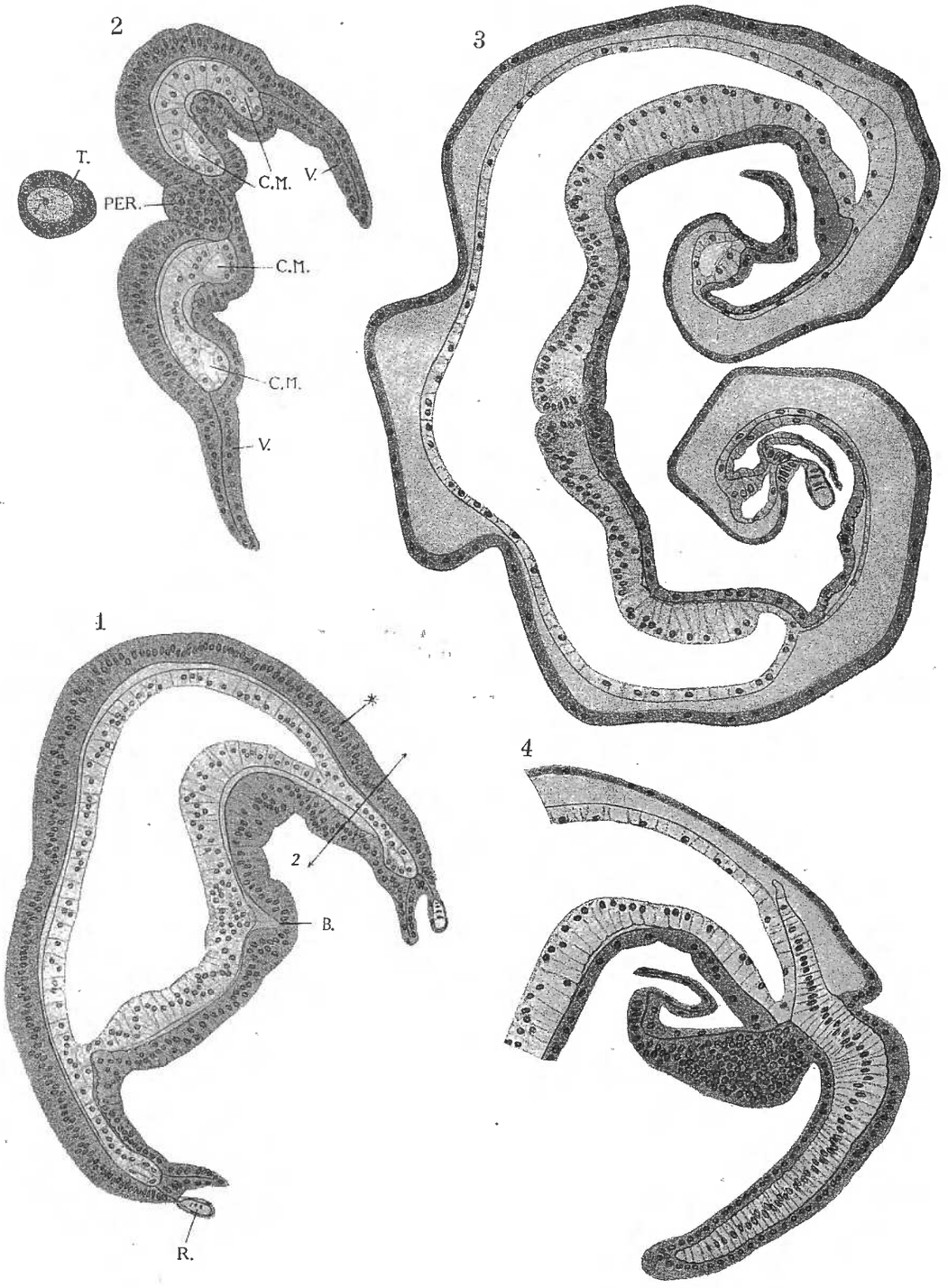
Cunina lativentris GEGENBAUR.

Pl. III.



Cunina lativentris GEGENBAUR.

Pl. IV.



Cunina lativentris GEGENBAUR.

TABLE DES MATIERES

Pages.

LAMEERE, AUG. (Bruxelles). — Histoire de la Classification des Mollusques 1

SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H. Jr. (Utrecht). — Quelques observations sur l'anguillulose des *Hydrangia* et son traitement 13

LABBÉ, A. (Nantes). — La phylogénie possible des Silicodermés 15

KOMÁREK, J. (Prague). — Sur le problème de la Myase intestinale 23

LAMY, ED. (Paris). — Émissions sonores produites par des Mollusques 31

CUÉNOT, L. (Nancy). — Commensalisme des pontes de Céphalopodes avec des Éponges et des Cnidaires 37

BAYER, CH. (Leiden). — Sur une difformité du *Cassis cornuta* (L.) causée par des Balanes 41

RABAUD, ÉT. (Paris). — Préhensilité et moyens de préhension chez les Vertébrés. 43

FAVRELLE, M. (Lille). — Contribution à l'étude de la garniture chromosomique des Orthoptères (*Gryllidae* et *Tettigoniidae*) 53

D'ORCHYMONT, A. (Bruxelles). — Au sujet de la phylogénie du genre *Hydraena* (Col. *Palpicornia* Fam. *Hydraenidae*) 61

COE, W. R. (New Haven, Conn.). Sex Ratios and sex changes in Mollusks 69

YONGE, C. M. (Bristol). — The evolution of the swimming habit in the Lamellibranchia 77

BOSCHMA, H. (Leiden). — Sur la croissance de quelques Coraux des récifs de l'île d'Edam (Baie de Batavia)... 101

STEENBERG, C. M. (Copenhague). — Recherches anatomiques et systématiques sur le Gastéropode pulmoné, *Gonidomus pagoda* (Ferussac) de l'île Maurice... ... 115

JORDAN, H. J. (Utrecht). — Zoologie als leer van de organisatie en de organisatietypen 149

BEQUAERT, J. (Boston) & CLENCH, W. J. (Cambridge). — Rheophilous Mollusks of the estuary of the Congo river (Studies of African Land and Fresh-water Mollusks. 9.)... 161

PEARL, R. & MINER, J. R. (Baltimore). — Life tables for the Pecan nut case bearer, *Acrobasis caryae* Grote 169

ARCANGELI, A. (Torino). — *Porcellio flavoeinctus* B. L. e *Porcellio pelseneeri* n. sp. (Crostacei isopodi terrestri) 185

PARKER, G. H. (Cambridge, Mass.). — Direction and means of locomotion in the regular sea-urchin *Lytechinus* 197

DUBOSCQ, O. & TUZET, O. (Banuyls-sur-Mer). — Les Amoebocytes et les cellules germinales des Éponges calcaires... 209

REDEKE, H. C. (Utrecht). — La Crevette d'eau douce, *Atyaephyra desmaresti* (Mill.) dans les Pays-Bas 227

Pages.

PICTET, A. (Genève). — La Zoogéographie expérimentale dans ses rapports avec la Génétique 233

ENTZ, G. (Budapest, Tihany). — Ueber das auftreten und die Verbreitung der Wandermuschel (*Dreissensia polymorpha* Pall.) im Balaton 283

RENDAHL, H. (Stockholm). — Untersuchungen über die Misgurnus-formen von Japan und Formosa 295

STROHL, J. (Zurich). — La bipolarité de la faune marine et les données actuelles de la Génétique. Suivi de considérations générales sur les relations de la taxonomie avec la physiologie et la génétique 311

FRECHKOP, S. (Bruxelles). — Le pied de l'Homme (Essai anthropologique) 319

DE WINIWARTER, H. (Liége). — Recherches sur quelques problèmes d'Histologie thyroïdienne... 335

ADAM, W. & LELOUP, E. (Bruxelles). — Les *Crepidula* de la côte occidentale de l'Afrique 349

DE WAELE, A. & DEDEKEN, L. (Gand). — Le phénomène de l'évagination chez *Cysticercus bovis* et la migration du parasite chez l'Homme... 369

WILLEM, V. (Gand). — Observations sur les manœuvres respiratoires chez les Anoures aglosses 375

VERLAINE, L. (Liége). — L'instinct et l'intelligence chez les Mollusques. Les Gastéropodes perceurs de coquilles... 387

BALL, A. (Bruxelles). — Un Psoque qui perd une partie de ses pièces buccales en devenant adulte 395

DE SELYS LONGCHAMPS, M. (Bruxelles). — A propos de la torsion de la queue chez les Urochordes 401

JUCCI, C. (Pavia). — L'Ontogenesi (dal punto vi vista embriologico e dal punto di vista genetico) 407

PRENANT, M. (Paris). — Sur un curieux complexe d'Astérie et de Donax 413

POURBAIX, N. (Bruxelles). — Sur le mécanisme d'accumulation des réserves dans les gemmules des *Spongillidae* 415

DOLLFUS, R. PH. (Paris). — Sur un Acanthocéphale du genre *Mediorhynchus* H. J. Van Cleave d'une Outarde à huppe noire *Choriotis arabs* (L.) du Sahel mauritanien... 421

VAN OYE, P. (Gand). — Observations sur la biologie des larves de *Simulium* (*Melusina*) Diptère 445

VAN DEN BERGHE, L. (Anvers). — Notes oecologiques sur quelques Mollusques d'eau douce du Katanga (Congo belge) 457

VAN STRAELEN, V. (Bruxelles). — L'ancienneté et la régression du genre *Homarus*. 469

BRACHET, J. (Bruxelles). — La réaction de Feulgen est-elle utilisable pour le dosage de l'acide thymonucléique en biochimie? 481

ANTHONY, R. & FRIANT, M. (Paris). — Essai sur l'évolution de la molaire chez les Ongulés artiodactyles 489

GILTAY, L. (Bruxelles). — Remarques sur quelques caractères adaptatifs chez les *Loricariidae* (Poissons Téléostéens) 497

MEEWIS, H. (Bruxelles). — Contribution à l'étude histologique des Éponges d'eau douce : *Spongilla lacustris* L., *Ephydatia fluviatilis* L. 519

Pages.

PÉREZ, CH. (Paris). — Atrophie des Glandes génitales de la Turritelle sous l'influence du parasitisme par les Sporocystes d'un Trématode 539

GÉRARD, P. (Bruxelles). — Sur l'existence de vestiges oculaires chez *Coecobarbus geertsi* 549

COLLART, A. (Bruxelles). — Le genre *Microsania* au Congo belge : *M. ghesquierei* n. sp. (Dipt. : *Clythiidae*)... 553

VANDEBROEK, G. (Gand). — Organogénèse des follicules sétigères chez *Eisenia foetida* Sav. 559

BRIEN, P. (Bruxelles). — Contribution à l'étude de la reproduction asexuée des Phylactolémates. (Origine des bourgeons polypodiaux et des cystigènes statoblastiques.) 569

TEISSIER, G. (Roscoff). — Croissance comparée des formes locales d'une même espèce 627

POLL, M. (Bruxelles). — Contribution à l'étude de l'histophysiologie de l'appareil urinaire des larves de Myrméléontides 635

NIERSTRASZ, H. F. (Utrecht). — L'évolution entre-croisée chez les Crustacés 667

DEHORNE, A. (Lille). — Notes histologiques sur *Sigalion*, *Nephthys* et *Sabellaria*. Formations mésodermiques dans les différents tissus 679

NAVEZ, A. E. (Woods Hole, Mass.). — Observations sur le rythme cardiaque d'*Anomia simplex* (d'Orbigny) (*Lamellibranchiae*) 701

LERICHE, M. (Bruxelles). — Sur l'importance des Squales fossiles dans l'établissement des synchronismes de formations à grandes distances et sur la répartition stratigraphique et géographique de quelques espèces tertiaires... 739

BOELAERT, R. (Gand). — Ademhalingsmechanisme bij het reptiel *Uromastix*... ... 775

LAMS, H. (Gand). — Les modifications nucléaires au début de l'Ontogénèse d'*Arion empiricorum* et leur influence sur le rapport nucléo-plasmique 785

HÖRSTADIUS, SV. (Stockholm). — Studien über Heterosperme seeigelmerogone nebst bemerkungen über einige keimblattchimären 801

DALCQ, A., PASTEELS, J. & BRACHET, J. (Bruxelles). — Données nouvelles (*Asterias glacialis*, *Phascolion strombi*, *Rana fusca*) et considérations théoriques sur l'inertie de l'œuf vierge 881

CHATTON, ED. (Sète). — Les Migrateurs horizontalement polarisés de certains *Péritriches*. — De leur signification 913

MARCEAU, F. (Besançon). — Sur quelques propriétés spéciales des muscles adducteurs des Mollusques acéphales en rapport avec leur disposition et leur structure... 941

SIMON, S. (Bruxelles). — Quelques particularités concernant la perméabilité et la structure du cytoplasme de l'œuf de Pholade *Barnea candida*... 977

ORTON, J. H. (Plymouth and Liverpool). — Observations and experiments on sex-change in the European oyster, *Ostrea edulis* L. 997

ODHNER, N. HJ. (Stockholm). — Nudibranchia Dendronotacea. A Revision of the System 1057

FAURÉ-FRÉMIET, E. (Paris). — La famille des *Folliculinidae* (*Infusoria heterotricha*) 1129

DAMAS, D. (Liége). — Une Narcoméduse parasite d'un ver polychète 1177

LISTE DES TRAVAUX CLASSES PAR ORDRE ALPHABETIQUE DES NOMS D'AUTEUR

Pages.

ADAM, W. & LELOUP, E. (Bruxelles). — Les *Crepidula* de la côte occidentale de l'Afrique ... 349

ANTHONY, R. & FRIANT, M. (Paris). — Essai sur l'évolution de la molaire chez les Ongulés artiodactyles ... 489

ARCANGELI, A. (Torino). — *Porcellio flavocinctus* B. L. e *Porcellio pelseneeri* n. sp. (Crostacei isopodi terrestri) ... 185

BALL, A. (Bruxelles). — Un Psoque qui perd une partie de ses pièces buccales en devenant adulte ... 395

BAYER, CH. (Leiden). — Sur une difformité du *Cassis cornuta* (L.) causée par des Balanes ... 41

BEQUAERT, J. (Boston) & CLENCH, W. J. (Cambridge). — Rheophilous Mollusks of the estuary of the Congo river (Studies of African Land and Fresh-water Mollusks. 9.) ... 161

BOELAERT, R. (Gand). — Ademhalingsmechanisme bij het reptiel *Uromastix* ... 775

BOSCHMA, H. (Leiden). — Sur la croissance de quelques Coraux des récifs de l'île d'Edam (Baie de Batavia) ... 101

BRACHET, J. (Bruxelles). — La réaction de Feulgen est-elle utilisable pour le dosage de l'acide thymonucléique en biochimie ? ... 481

Brachet, J. (DALCQ, A., PASTEELS, J. &...) (Bruxelles). — Données nouvelles (*Asterias glacialis, Phascolion strombi, Rana fusca*) et considérations théoriques sur l'inertie de l'œuf vierge ... 881

BRIEN, P. (Bruxelles). — Contribution à l'étude de la reproduction asexuée des Phylactolémates. (Origine des bourgeons polypodiaux et des cystigènes statoblastiques.) ... 569

CHATTON, ED. (Sète). — Les Migrateurs horizontalement polarisés de certains *Péritriches*. — De leur signification ... 913

Clench, W. J. (Cambridge) (BEQUAERT, J. &...) (Boston). — Rheophilous Mollusks of the estuary of the Congo river (Studies of African Land and Fresh-water Mollusks. 9.) ... 161

COE, W. R. (New Haven, Conn.). Sex Ratios and sex changes in Mollusks ... 69

COLLART, A. (Bruxelles). — Le genre *Microsania* au Congo belge : *M. ghesquierei* n. sp. (Dipt. : *Clythiidae*) ... 553

CUÉNOT, L. (Nancy). — Commensalisme des pontes de Céphalopodes avec des Éponges et des Cnidaires ... 37

Pages.

DALCQ, A., PASTEELS, J. & BRACHET, J. (Bruxelles). — Données nouvelles (*Asterias glacialis*, *Phascolion strombi*, *Rana fusca*) et considérations théoriques sur l'inertie de l'œuf vierge ... 881

DAMAS, D. (Liége). — Une Narcoméduse parasite d'un ver polychète ... 1177

Dedeken, L. (DE WAELE, A. &...) (Gand). — Le phénomène de l'évagination chez *Cysticercus bovis* et la migration du parasite chez l'Homme ... 369

DEHORNE, A. (Lille). — Notes histologiques sur *Sigalion*, *Nephthys* et *Sabellaria*. Formations mésodermiques dans les différents tissus ... 679

DE SELYS LONGCHAMPS, M. (Bruxelles). — A propos de la torsion de la queue chez les Urochordes ... 401

DE WAELE, A. & DEDEKEN, L. (Gand). — Le phénomène de l'évagination chez *Cysticercus bovis* et la migration du parasite chez l'Homme ... 369

DE WINIWARTER, H. (Liége). — Recherches sur quelques problèmes d'Histologie thyroïdienne ... 335

DOLLFUS, R. PH. (Paris). — Sur un Acanthocéphale du genre *Mediorhynchus* H. J. Van Cleave d'une Outarde à huppe noire *Choriotis arabs* (L.) du Sahel mauritanien ... 421

D'ORCHYMONT, A. (Bruxelles). — Au sujet de la phylogénie du genre *Hydraena* (Col. *Palpicornia* Fam. *Hydraenidae*) ... 61

DUBOSCQ, O. & TUZET, O. (Banuyls-sur-Mer). — Les Amoebocytes et les cellules germinales des Éponges calcaires ... 209

ENTZ, G. (Budapest, Tihany). — Ueber das auftreten und die Verbreitung der Wandermuschel (*Dreissensia polymorpha* Pall.) im Balaton ... 283

FAURÉ-FRÉMIET, E. (Paris). — La famille des *Folliculinidae* (*Infusoria heterotricha*) ... 1129

FAVRELLE, M. (Lille). — Contribution à l'étude de la garniture chromosomique des Orthoptères (*Gryllidae* et *Tettigoniidae*) ... 53

FRECHKOP, S. (Bruxelles). — Le pied de l'Homme (Essai anthropologique) ... 319

Friant, M. (ANTHONY, R. &...) (Paris). — Essai sur l'évolution de la molaire chez les Ongulés artiodactyles ... 489

GÉRARD, P. (Bruxelles). — Sur l'existence de vestiges oculaires chez *Coecobarbus geertsi* ... 549

GILTAY, L. (Bruxelles). — Remarques sur quelques caractères adaptatifs chez les *Loricariidae* (Poissons Téléostéens) ... 497

HÖRSTADIUS, SV. (Stockholm). — Studien über Heterosperme seeigelmerogone nebst bemerkungen über einige keimblattchimären ... 801

JORDAN, H. J. (Utrecht). — Zoologie als leer van de organisatie en de organisatie-typen ... 149

JUCCI, C. (Pavia). — L'Ontogenesi (dal punto vi vista embriologico e dal punto di vista genetico) ... 407

KOMÁREK, J. (Prague). — Sur le problème de la Myase intestinale ... 23

LABBÉ, A. (Nantes). — La phylogénie possible des Silicodermés ... 15

LAMEERE, AUG. (Bruxelles). — Histoire de la Classification des Mollusques ... 1

LAMS, H. (Gand). — Les modifications nucléaires au début de l'Ontogénèse d'*Arion empiricorum* et leur influence sur le rapport nucléo-plasmique ... 785

Pages.

LAMY, ED. (Paris). — Émissions sonores produites par des Mollusques 31

Leloup, E. (ADAM, W. &...) (Bruxelles). — Les *Crepidula* de la côte occidentale de l'Afrique 349

LERICHE, M. (Bruxelles). — Sur l'importance des Squales fossiles dans l'établissement des synchronismes de formations à grandes distances et sur la répartition stratigraphique et géographique de quelques espèces tertiaires... 739

MARCEAU, F. (Besançon). — Sur quelques propriétés spéciales des muscles adducteurs des Mollusques acéphales en rapport avec leur disposition et leur structure... 941

MEEWIS, H. (Bruxelles). — Contribution à l'étude histologique des Éponges d'eau douce : *Spongilla lacustris* L., *Ephydatia fluviatilis* L. 519

Miner, J. R. (PEARL, R. &...) (Baltimore). — Life tables fot the Pecan nut case bearer, *Acrobasis caryae* Grote 169

NAVEZ, A. E. (Woods Hole, Mass.). — Observations sur le rythme cardiaque d'*Anomia simplex* (d'Orbigny) (*Lamellibranchiae*) 701

NIERSTRASZ, H. F. (Utrecht). — L'évolution entre-croisée chez les Crustacés 667

ODHNER, N. HJ. (Stockholm). — Nudibranchia Dendronotacea. A Revison of the System 1057

ORTON, J. H. (Plymouth and Liverpool). — Observations and experiments on sex-change in the European oyster, *Ostrea edulis* L. 997

PARKER, G. H. (Cambridge, Mass.). — Direction and means of locomotion in the regular sea-urchin *Lytechinus* 197

Pasteels, J. (DALCQ, A., BRACHET, J. &...) (Bruxelles). — Données nouvelles (*Asterias glacialis*, *Phoscolion strombi*, *Rana fusca*) et considérations théoriques sur l'inertie de l'œuf vierge 881

PEARL, R. & MINER, J. R. (Baltimore). — Life tables for the Pecan nut case bearer, *Acrobasis caryae* Grote 169

PÉREZ, CH. (Paris). — Atrophie des Glandes génitales de la Turritelle sous l'influence du parasitisme par les Sporocystes d'un Trématode 539

PICTET, A. (Genève). — La Zoogéographie expérimentale dans ses rapports avec la Génétique 233

POLL, M. (Bruxelles). — Contribution à l'étude de l'histophysiologie de l'appareil urinaire des larves de Myrméléontides 635

POURBAIX, N. (Bruxelles). — Sur le mécanisme d'accumulation des réserves dans les gemmules des *Spongillidae* 415

PRENANT, M. (Paris). — Sur un curieux complexe d'Astérie et de Donax 413

RABAUD, ÉT. (Paris). — Préhensilité et moyens de préhension chez les Vertébrés. 43

REDEKE, H. C. (Utrecht). — La Crevette d'eau douce, *Atyaephyra desmaresti* (Mill.) dans les Pays-Bas 227

RENDAHL, H. (Stockholm). — Untersuchungen über die Misgurnus-formen von Japan und Formosa 295

SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H. Jr. (Utrecht). — Quelques observations sur l'anguillulose des *Hydrangia* et son traitement 13

SIMON, S. (Bruxelles). — Quelques particularités concernant la perméabilité et la structure du cytoplasme de l'œuf de Pholade *Barnea candida* 977

Pages.

STEENBERG, C. M. (Copenhague). — Recherches anatomiques et systématiques sur le Gastéropode pulmoné, *Gonidomus pagoda* (Ferussac) de l'île Maurice. ... 115

STROHL, J. (Zurich). — La bipolarité de la faune marine et les données actuelles de la Génétique. Suivi de considérations générales sur les relations de la taxonomie avec la physiologie et la génétique 311

TEISSIER, G. (Roscoff). — Croissance comparée des formes locales d'une même espèce 627

Tuzet, O. (DUBOSCQ, O. &...) (Banuyls-sur-Mer). — Les Amoebocytes et les cellules germinales des Éponges calcaires... ... ... 209.

VANDEBROEK, G. (Gand). — Organogénèse des follicules sétigères chez *Eiseñia foetida* Sav. 559

VAN DEN BERGHE, L. (Anvers). — Notes oecologiques sur quelques Mollusques d'eau douce du Katanga (Congo belge) 457

VAN OYE, P. (Gand). — Observations sur la biologie des larves de *Simulium* (*Melusina*) Diptère 445

VAN STRAELEN, V. (Bruxelles). — L'ancienneté et la régression du genre *Homarus*. 469

VERLAINE, L. (Liége). — L'instinct et l'intelligence chez les Mollusques. Les Gastéropodes perceurs de coquilles... 387

WILLEM, V. (Gand). — Observations sur les manœuvres respiratoires chez les Anoures aglosses 375

YONGE, G. M. (Bristol). — The evolution of the swimming habit in the Lamellibranchia 77

DIRECTION AND MEANS OF LOCOMOTION IN THE REGULAR SEA-URCHIN *LYTECHINUS*

BY

G. H. PARKER (Cambridge, Mass.).

1. INTRODUCTION

It is well known to biologists that radial symmetry is commonly associated with a fixed habit of life or with one of at most only sluggish locomotion, and that bilateral symmetry characterizes the majority of animals that are actively locomotor and whose axes of movement agree with those of their structure. Many of these conditions are interestingly combined and illustrated in a single group of animals, the echinoderms, whose larval bilaterality, as is well known, is replaced in the main by an adult radial symmetry.

Such conditions are seen particularly well in the Echinoidea whose larval bilaterality gives way in the regular sea-urchins to a very pure form of adult radial symmetry and in the irregular ones to a radial symmetry strongly modified by bilaterality. The adult symmetry of the regular sea-urchins shows only two signs of the bilateral state, the evanescent primordial axis (Gordon, 1926*a*, 1926*b*; von Ubisch, 1927) and the more obvious Lovén's axis. In the irregular sea-urchins, the clypeastroids and the spatangoids, the adult symmetry may be described as radial on which has been imposed an obvious secondary bilaterality. Some of these secondarily bilateral forms, as for instance *Mellita* (Crozier, 1920*a*) and *Echinarachnius* (Parker, 1927), have been tested experimentally and have been found to exhibit a type of locomotion entirely appropriate for a bilateral animal, a condition that may be expected to occur among the remaining irregular sea-urchins. The regular sea-urchins on the other hand have been less fully studied in this respect. In general it is believed that they may creep in any direction and that this type of locomotion reflects in a way their radial structure, but actual tests of this capacity are relatively few and such as have been made are far from adequate. Thus Holmes (1912) in his account of the movements of

the regular sea-urchin *Arbacia* implies that it is free to creep in any direction and I have expressed the same opinion about *Centrechinus* (1922). However neither of these accounts is based on extended observations nor on a full consideration of the means of locomotion.

In the course of studies on the suspected color changes in a Bermudian sea-urchin of the regular type, *Lytechinus variegatus atlanticus* (A. Ag.), I was struck with its great locomotor activity and I was therefore led to look into the relation of the direction of its locomotion to its structural axes. This is the question which will be discussed on the following pages.

The present work was done at the Bermuda Biological Station for Research in February, 1935, and I am under great obligations to the Director of the Station, Dr. J. F. G. Wheeler, and his assistants for many courtesies. These studies were incidental to an investigation I was then conducting on the color changes of certain marine animals made possible by a grant from the Milton Fund of Harvard University.

2. OBSERVATIONS

Lytechinus is a relatively large, regular sea-urchin found in great abundance in the waters of the Ferry Reach on which the Bermuda Biological Station is situated. When placed in a reasonably capacious aquarium it creeps over the bottom rapidly and soon begins slowly to ascend the side. After reaching the top of the water it is likely to remain there without much further movement. Such ascents are made in the dark as well as in the light and in vessels whose seawater is cut off from air by a glass plate as well as in those whose water is exposed to air. The ascent of *Lytechinus*, therefore, is not dependent upon light or access to oxygen but appears to be a response to gravity. This species is presumably strongly negatively geotropic and like *Centrechinus* (Parker, 1922) creeps persistently upward.

The locomotion of *Lytechinus* is accomplished by means of two sets of organs, the spines and the ambulacral tube-feet. Although both sets of organs are used when *Lytechinus* climbs over rough rocks, they can be made to act separately under appropriate circumstances. If *Lytechinus* is placed on a horizontal sandy surface, it will ordinarily make rapid progress in an almost straight line by coordinated sweeping movements of its spines. If under such circumstances it is suddenly lifted off the surface on which it is creeping, no grains of sand are carried up with it on the tips of its tube-feet. This shows that the feet are unattached to the sand and therefore have no direct part in locomotion nor could they well do so, considering their general ineffectiveness on sandy bottoms. Locomotion in such a situation must be due to the action of the spines and to this alone. The ambulacral feet under these circumstances are, however, by no means passive, but they appear to serve only as tactile organs and are not here concerned with the mechanics of locomotion.

When a *Lytechinus* climbs a vertical face of glass its spines are for the most part inactive and the upward motion is accomplished entirely by the ambulacral tube-feet. These are projected upward, attached to the glass by their sucking ends and on contraction pull the body of the sea-urchin against gravity. After the tube-feet have exerted this pull their suckers are released from the glass and they again extend themselves for a new hold. Thus the two sets of locomotor organs may be separated in their action : spines used exclusively on a horizontal sandy surface and ambulacral tube-feet on a vertical glass surface.

These two means of locomotion as might be expected in part from their inherent activities and in part from the circumstances under which they act induce very different rates of motion. In estimating these rates measurements were made of stretches of continuous creeping over distances of at least 25 centimeters either on a horizontal field of submerged coral sand or up a vertical glass face in an aquarium. The vertical ascent on a glass surface by means of the ambulacral feet was accomplished at an average rate of 0.18 cm. per minute with a maximum record of 1.2 cm. per minute. The horizontal locomotion over a sandy surface by means of the spines was carried out at an average rate of 8.2 cm. per minute with a maximum of 13.7 cm. per minute (1). Each of these averages was based on fifty trials and it is evident from a comparison of the two that locomotion by spines is roughly almost fifty times as rapid as that by the ambulacral feet. This comparison must be qualified of course by the fact that the ambulacral feet as used on a vertical surface of glass were not only moving the sea-urchin's body but were also lifting it against gravity, whereas the spines were concerned merely with the transfer of the weight of the sea-urchin over a horizontal surface. However, ordinary inspection of moving sea-urchins shows at once that locomotion by spines is a much more active type of movement than that by ambulacral tube-feet. In the latter the animal progresses with a continuous slow slipping movement whereas in the former it almost tumbles forward one lurch being followed by another.

As *Lytechinus* is a regular sea-urchin it might be expected to creep indifferently in any direction. From what has been pointed out as to its means of locomotion it follows that any test of directive movements in this form should involve trials based on its two means of locomotion, spines and ambulacral tube-feet. In testing directive creeping by spines active specimens of *Lytechinus* were liberated near the middle of a shallow aquarium whose horizontal floor was covered with a thick layer of coral sand and their courses were followed. The aquarium in which these tests were made measured 80 by 135 centimeters and was filled with seawater to a depth of 6 centimeters. It was lighted from above and preliminary tests in which sea-urchins were allowed to creep in one direc-

(1) It is interesting to note that *Lytechinus* creeps over coral sand more rapidly than over a solid horizontal surface. Thus the maximum rate made by a given specimen over the flat lead surface of its aquarium was only 9.7 cm. per minute though the same individual on sand showed a maximum rate of 13.2 cm. per minute.

tion or the other on the two axes of the aquarium showed that the illumination had no directive effect on the movements of these animals. When a sea-urchin was placed on the sandy bottom of the aquarium, the animal usually began creeping at once and after first laying off a slightly irregular course it started on an almost straight line till it reached the edge of the aquarium. The whole path of the sea-urchin was plotted by following it with a soft wax pencil on a large sheet of cellophane which was carried on a glass plate supported horizon-

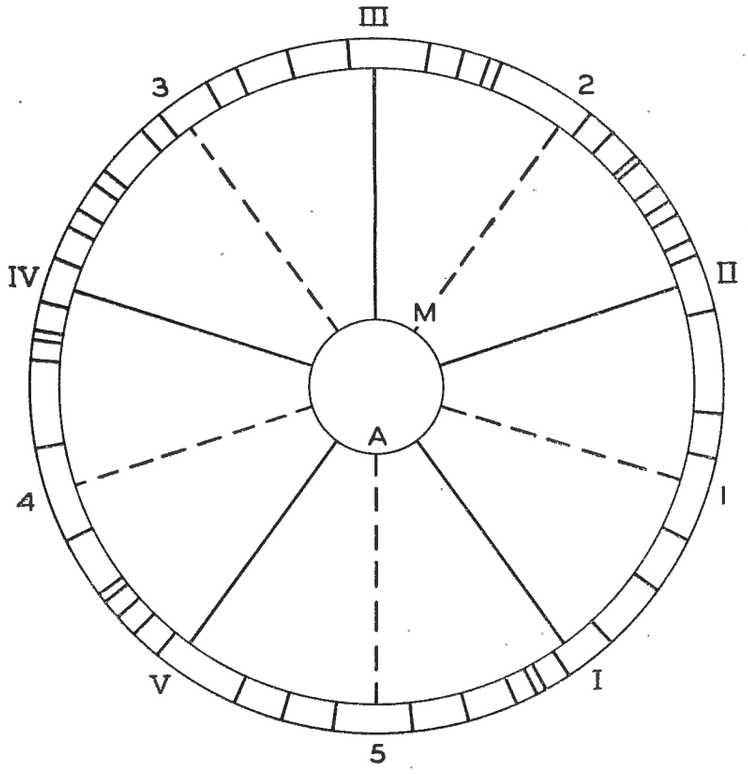


FIG. 1. — Diagram of a dorsal view of the test of *Lytechinus* to record creeping on coral sand by means of spines. The periproct is represented by the small central circle with the anus at *A* and the madreporite at *M*. The ambulacral axes are marked by full lines designated conventionally by the Roman numerals I to V, the interambulacral axes by broken lines with Arabic numerals 1 to 5. The short radiating lines between the two outer circles show the directions of creeping on coral sand in the cases of fifty sea-urchins in relation to their madreporites.

tally just above the surface of the water in the aquarium. On this sheet the position of the center of the dorsal side of the sea-urchin was marked at half-minute intervals each mark showing not only the position of the animal but the momentary direction of its locomotion and the relation of this direction to an axis of its body as determined by the position of its madreporite. In such tests

25 centimeters of uniform rectilinear creeping was taken as a sample of a given sea-urchin's performance. In consequence of the rather striking uniformity in their direction of creeping it was not difficult to obtain from fifty sea-urchins fifty such records in which the relatively persistent direction of locomotion over 25 centimeters of distance was related to the structural axis of the body.

These fifty records as shown in their relations to the bodily axes of the sea-urchins are given in the diagram in Fig. 1. This diagram represents a dorsal view of a *Lytechinus* in which the position of the periproct is indicated by the small central circle with the location of the anus at A and of the madreporite at M. The five ambulacral axes are marked by five solid radiating lines designated by the usual conventional Roman numerals I to V. The interambulacral axes are shown in broken lines and are marked by Arabic numerals 1 to 5. The diagram represents a dorsal view of the sea-urchin, hence, to follow the usual convention, the series of numbers pass round the disc in a contra-clockwise

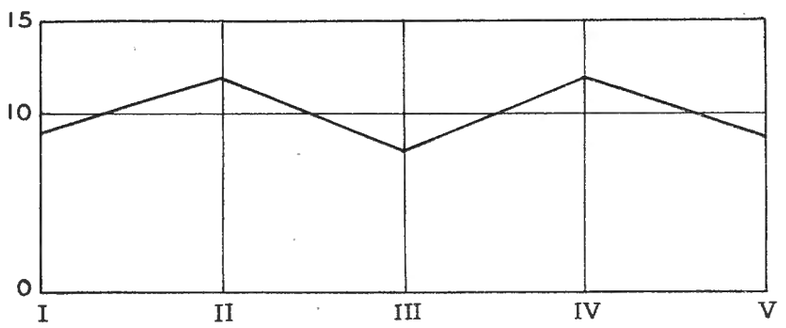


FIG. 2. — Plot of the numbers of horizontal locomotor creepings of *Lytechinus* on sand as recorded in Fig. 1 and as grouped under the five ambulacral quintants (Roman numerals). The quintants with their numbers of creeping are as follows : I 9, II 12, III 8, IV 12, V 9.

direction. Between the two outer circles are placed short radiating lines indicative of the direction of creeping as related to the madreporites of the fifty specimens of *Lytechinus* tested.

An inspection of this diagram will show at once that as far as spine locomotion is concerned *Lytechinus* may creep in any direction with apparent indifference. That this indifference is probably a real one is shown more clearly in Fig. 2 in which is plotted for each of the five ambulacral quintants the instances of creeping falling within each one. The numbers of instances for these areas are, beginning with I and proceeding to V, 9, 12, 8, 12, 9. The variations though symmetrical about axis III are probably without significance. At least the total number, fifty, is too small to allow of any other conclusion than that already made, namely, that the locomotion of Lytechinus by its spines may be in any direction in relation to its bodily axes and that in directive response no one axis can really be assumed to predominate over any other.

By steps essentially analogous to those that have just been described progression by the ambulacral tube-feet has been studied. Fifty sea-urchins, for the most part the same fifty that had been used in the tests on sand, were allowed to creep up the glass sides of an aquarium deep enough to give the animals well over 25 centimeters of creeping range. Their axial relations were noted by observing their direction of creeping in comparison with the position of their madreporites. These directions were then plotted in the diagram shown

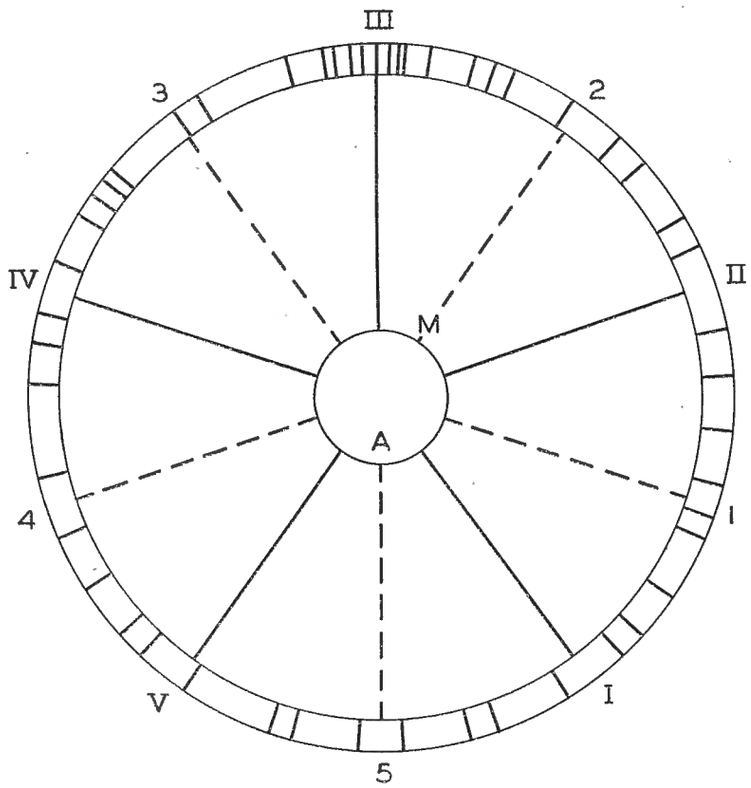


FIG. 3. — Diagram of a dorsal view of the test *Lytechinus* to record creeping up a vertical glass surface by ambulacral tube-feet. The plan of the diagram is the same as in Fig. 1.

in Fig. 3 in the same way as those in Fig. 1. An inspection of Fig. 3 shows at once that the distribution of directions of locomotion as compared with the axes of the sea-urchin is by no means so uniform as in Fig. 1. A preponderance of cases falls around axis III as compared with the other axes. This is perhaps more clearly seen in Fig. 4 in which the cases are plotted in accordance with the particular quintants with which they are associated. The exact numbers of cases for these areas from I to V are 9, 8, 16, 9, 8. The conclusions to be drawn from this tabulation are two : *Lytechinus* may creep by means of its ambulacral tube-feet in any possible direction, but in this creeping the direction indicated

by the half-axis III obviously predominates (1). In this matter of dominance of one quintant over the others creeping by ambulacral tube-feet appears to differ from that by spines. Creeping by spines is indifferent in direction. Creeping by ambulacral feet centers noticeably about one axis which is further polarized in that one of its ends (III) dominates the other (5). In this respect creeping by ambulacral feet resembles the kind of locomotion seen in bilateral animals.

The bilaterality of the locomotor responses about axis III-5 in *Lytechinus* is shown in the distribution of instances on either side of this axis (Fig. 3). The number of creepings to the right side of the axis is exactly 25, to the left side 24, one being on the axis itself. This nearly even spread right and left is quite in accordance with the bilateral nature of the whole organization. Polarity is likewise evident when the number of instances of locomotor direction in the semi-

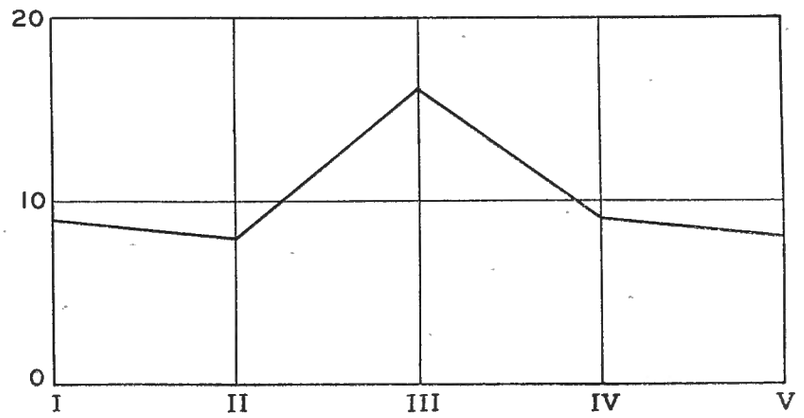


FIG. 4. — Plot of the numbers of locomotor creepings of *Lytechinus* up a vertical sheet of glass as recorded in Fig. 3. The ambulacral quintants with their numbers of cases are follows : I 9, II 8, III 16, IV 9, V 8.

circle centering on III, 30, is contrasted with that centering on 5, 20. Evidently the end of the axis marked III is a functional anterior.

A certain theoretic interest is attached to this whole discussion when it is seen that the axis of locomotion in *Lytechinus*, III-5, is the Lovén axis of the older workers and that, judged by the position of the anus, it is also the axis of locomotion in clypeastroids and spatangoids as already referred to. Moreover anterior on this axis for *Lytechinus* is also anterior for the irregular sea-urchins *Mellita* and *Echinarachnius*, a situation which tends to combine morphological and physiological considerations.

---

(1) The locomotor polarity here noted confirms records to this effect previously made by Dr. R. Macdonald and contained in a paper by him now in process of publication. I am greatly obliged to Dr. Macdonald for his kindness in allowing me to consult his unpublished manuscript.

That there are structural conditions in *Lytechinus* that underlie its partly polarized locomotion I have no doubt, but what they are I am unable at present to say. Onoda (1933) has shown recently in another regular sea-urchin, *Heliocidaris,* that the part of the circumference of the shell that this animal applies to a solid surface for attachment is what corresponds to the anterior end of the axis of Lovén and that the spines of this side are conspicuously shorter than those of the opposite side. Here then in this so-called regular sea-urchin morpholo-

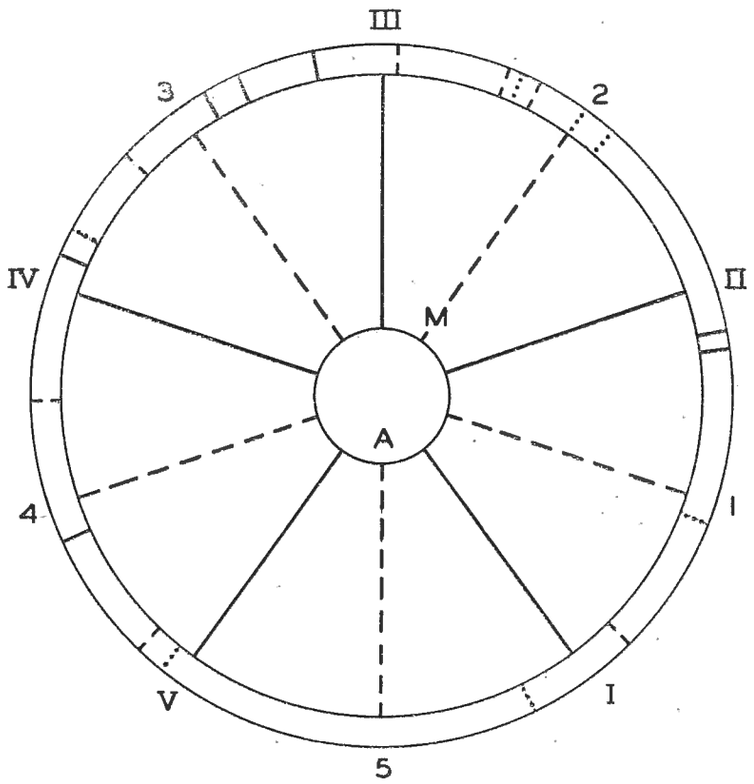


FIG. 5. — Diagram of a dorsal view of the test of *Lytechinus* to record the direction of horizontal creeping on sand by spines of three specimens of *Lytechinus* over a period of seven days. Each animal was tested once a day and its direction of creeping is indicated by a special type of line, solid, broken, dotted.

gical as well as physiological polarity is obviously present. It must be evident from this account that the primordial axis in sea-urchins which is represented in the diagrams by the line II 4 and which has come to the attention of students only recently (Gordon 1926*a*, 1926*b*, von Ubisch 1927) has apparently no connection with locomotor activities.

A comparison in *Lytechinus* of the spine type of locomotion with its unpolarized condition and the ambulacral-foot type with its faint sign of polarity is not without value. The organs for these two types of movement are quite diffe-

rently distributed. Spines occur over both ambulacral and interambulacral areas. It is therefore not surprising that the direction of locomotion by these organs should be so unrestricted. Ambulacral tube-feet on the other hand are limited to the five ambulacral areas. Hence one might expect to find as a result of the action of these organs five possible lines of progression. It is conceivable that a fully detailed study of tube-foot locomotion might reveal these five locomotor axes, but whether they are present or not there would still remain the question — why does the Lovén axis dominate the others? To this no answer can be given at present. Certainly it is not due to any simple external configuration of *Lytechinus* as in *Heliocidaris*; it is probably involved in certain less obvious factors such as are concerned, for instance, with the unsymmetrical position of the madreporite.

The experiments on the fifty or more sea-urchins which have thus far been described were carried out on animals which as a rule were not examined further. This leaves open the question of the individual persistence of directive creeping. Does each sea-urchin have its own particular axis of locomotion and retain this persistently or does the axis change from time to time? To test this question three clearly recognizable sea-urchins were experimented upon from day to day over a period of a week and their directions of creeping recorded both for horizontal locomotion on sand and vertical climbing on glass. The records of the tests on sand are plotted in Fig. 5 where the seven observations for each of the three are distinguishable by a special kind of short radial line, dotted, broken, or full. It will be seen at once that all of the three sea-urchins changed their axes of creeping in the course of the week. This is most evident in the one whose records are shown in dotted lines. Of the seven tests on this animal for directive creeping 2 fall in quintant I, 1 each in II, III, IV and V and 1 between II and III. The sea-urchin whose records are in solid lines shows least scattered, 3 in III, 2 in II, 1 each in IV and V, and none in I. It is clear from these records that in locomotion over sand an axis of creeping is not a persistent condition in a given sea-urchin but changes from time to time. The same is true for locomotion by tube-feet up a vertical glass surface as shown in Fig. 6. Here as might be expected from the results previously recorded in this paper the directive courses tend to center around the Lovén axis with radius III as anterior but notwithstanding this they show striking diversity in direction in the three animals. It must therefore be concluded that in *Lytechinus* individuals show in the course of time differences in directive creeping as striking as those that have been found in the population as a whole. This conclusion is supported by what was occasionally seen in the active creeping of *Lytechinus* on sand. Under ordinary circumstances this sea-urchin creeps rapidly over sand in a nearly straight line. At times, however, it takes a new direction and often without greatly changing the direction of its bodily axis. Indeed a few instances were seen where without noticeable change in the direction of its own

axis the sea-urchin completely reversed its direction of creeping. This type of backward movement is in marked contrast with that of the clypeastroid *Echinarachnius* which apparently is incapable of reversed creeping (Parker, 1927) and can change its course only by a process of rotation.

In creeping with its spines *Lytechinus* individually and collectively creeps in any direction and without showing obvious preference for any given axis. In creeping by ambulacral tube-feet it may also take any direction but with a

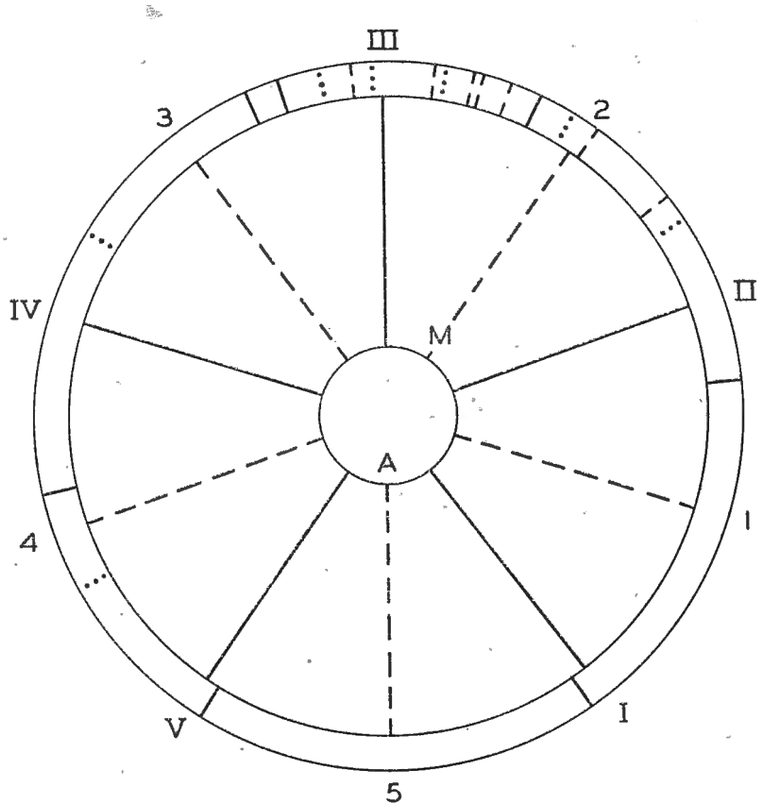


FIG. 6. — Diagram of a dorsal view of the test of *Lytechinus* to record the directions of creeping up a vertical glass surface by ambulacral feet of three specimens of *Lytechinus* over a period of seven days. Lines as in Fig. 5.

slight dominance in favor of Lovén's axis and with the ambulacral component of this axis as a functional anterior. In this respect *Lytechinus* shows affinities with the clypeastroids and spatangoids.

It is not impossible that these peculiarities of directive creeping may also extend to certain other groups of echinoderms, the asteroids, for instance. Here according to the early observations of Jennings (1907), Bohn (1908), Cole (1913), and Crozier (1920*b*) and the more recent and very extensive studies of Just (1929) starfishes though free to move in any direction show a tendency toward a pola-

rized type of locomotion whose axis and direction as judged by their relation to the madreporites is very close to the Lovén axis of the sea-urchins. In this respect the starfish seems to show a fairly striking resemblance to such regular sea-urchins as *Lytechinus*. It must, however, be kept in mind that Preyer (1886) and Cowles (1909, 1911) in their studies on starfishes failed to observe these peculiarities.

3. SUMMARY

1. *Lytechinus* creeps by means of its spines and its ambulacral tube-feet.

2. On a horizontal surface of loose coral sand it progressed by its spines exclusively at an average rate of 8.2 cm. per minute with a maximum of 13.7 cm. per minute.

3. On a vertical plate of glass it progressed upward by its ambulacral tube-feet exclusively at an average rate of 0.18 cm. per minute with a maximum of 1.2 cm. per minute.

4. Locomotion by spines was in any direction with no axis dominating over any other.

5. Locomotion by ambulacral tube-feet could be in any direction but a slight preference was shown for that of the Lovén axis with a functional anterior corresponding to the ambulacral half of this axis.

6. An individual specimen of *Lytechinus* can change its direction of creeping in relation to its bodily axis from day to day or even suddenly.

7. Although *Lytechinus* is free to move in any direction, from the standpoint of its bodily axes its creeping by ambulacral tube-feet shows signs of a polarized axial dominance that agrees with that of the clypeastroids and the spatangoids, a condition that in certain respects may also be claimed for asteroids.

Biological Laboratories, Harvard University.

4. REFERENCES

BOHN, G., 1908, Introduction à la psychologie des animaux à symétrie rayonnée. 2. Les essais et erreurs chez les étoiles de mer et les ophiures. (*Bull. Inst. Gén. Psychol.* Paris, 8, 21-102.)

COLE, L. J., 1913, Direction of locomotion of the starfish (*Asterias Forbesi*). (*Journ. Exp. Zool.*, 14, 1-32.)

COWLES, R. P., 1909, The movement of the starfish, Echinaster, toward the light. (*Zool. Anz.*, 35, 193-195.)

— 1911, Reactions to light and other points in the behaviour of the starfish. (*Carnegie Inst. Publi.*, 132, 95-110.)

CROZIER, W. J., 1920*a*, Notes on the bionomics of *Mellita*. (*Amer Nat.*, 54, 435-442.)

CROZIER, W. J., 1920*b*, On the temporal relations of asexual propagation and gametic reproduction of *Cosinasterias tenuispina* : with a note in the direction of progression and on the significance of the madrepores. (*Biol. Bull.*, 39, 116-129.)

GORDON, I., 1926*a*, The development of the calcareous test of *Echinus miliaris*. (*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, B, 214, 259-312.)

— 1926*b*, The development of the calcareous test of *Echinocardium cordatum*. (*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, B, 215, 255-313.)

HOLMES, S. J., 1912, Phototaxis in the sea urchin *Arbacia punctulata*. (*Journ. Anim. Behav.*, 2, 126-136.)

JENNINGS, H. S., 1907, Behavior of the starfish, *Asterias Forreri* De Loriol. (*Univ. California Publ. Zool.*, 4, 53-185.)

JUST, G., 1929, Untersuchungen zur Frage der physiologischen Gleichwertigkeit der Seestern-Radien. (*Arch. Entwick.-mech. Organ.*, 119, 100-142.)

ONODA, K., 1933, On the orientation of the regular sea-urchin *Heliocidaris crassispina*. (*Japan. Jour. Zool.*, 5, 159-164.)

PARKER, G. H., 1922, The geotropism of the sea-urchin *Centrechinus*. (*Biol. Bull.*, 43, 374-383.)

— 1927, Locomotion and righting movements in echinoderms, especially in *Echinarachnius*. (*Amer. Jour. Psycho.*, 39, 167-180.)

PREYER, W., 1886, Ueber die Bewegungen der Seesterne. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 7, 27-127, 191-233.)

VON UBISCH, L., 1927, Ueber die Symmetrieverhältnisse von Larve und Imago bei regulären und irregulären Seeigeln. (*Zeit. wiss. Zool.*, 129, 541-566.)

LES AMOEBOCYTES ET LES CELLULES GERMINALES DES ÉPONGES CALCAIRES

PAR

O. DUBOSCQ et O. TUZET (Banyuls-sur-Mer).

Nous ne pouvions guère étudier l'ovogenèse des Éponges calcaires sans rechercher l'origine de la lignée germinale. Avec HAECKEL (1872) cette origine était très simple, puisque pour lui les œufs dérivaient directement des choanocytes. Mais SCHULZE (1875) devait bientôt contredire cette opinion et faire naître des amoebocytes les œufs sans divisions interposées. Il croyait voir entre les deux éléments tous les intermédiaires, qui n'étaient que des stades de croissance. La question apparut plus complexe quand JÖRGENSEN (1910) eût montré deux générations d'ovogonies entre les cellules germinales et les ovocytes. L'existence de deux générations ovogoniales fut confirmée par DENDY (1915), et dès lors il s'agissait de rechercher leurs cellules mères. Tandis que GATENBY (1919) penche encore pour l'idée de HAECKEL et tente de faire dériver des choanocytes les premiers éléments ovocytaires, les autres auteurs de la période actuelle recherchent l'origine des ovogonies dans les éléments amoeboïdes du mésenchyme. Mais, que savons-nous de ces éléments? Quels sont ceux qui méritent le nom d'amoebocyte? Nous allons voir qu'on le sait encore mal.

Les classiques [cf. DELAGE ET HÉROUARD (1899), MINCHIN (1900), HENTSCHEL (1924)] s'accordent pour reconnaître dans le mésenchyme des Éponges des scléroblastes, des collencytes à fins prolongements, enfin des amoebocytes qui diffèrent des collencytes par un noyau un peu plus gros et par leurs pseudopodes qui sont des lobopodes. Ces vrais amoebocytes sont; les uns hyalins, à fines granulations, et se confondent avec les archéocytes, qui seraient les cellules génitales primitives; les autres, parce qu'ils sont bourrés de granulations assez grosses, sont qualifiés d'amoebocytes granuleux sans qu'on les distingue bien de ce que beaucoup d'auteurs appellent depuis TOPSENT les cellules sphéruleuses.

Il nous serait difficile de passer en revue ce qui a été dit des amoebocytes pour toutes les Éponges. Nous nous contenterons de résumer ce que l'on sait d'eux chez les Calcaires, puisque nous ne traiterons pas ici des Siliceuses.

HISTORIQUE

Les amoebocytes des Calcaires Homocoeles ont été l'objet de recherches plus approfondies que ceux des Hétérocoeles.

Minchin (1900) trouve chez *Clathrina coriacea* de petits amoebocytes hyalins de diverse taille et de gros amoebocytes granuleux répandus un peu partout dans le mésenchyme. Il y aurait encore des « amoebocytes minuscules » à noyau excentrique, visibles seulement à de forts grossissements. Ils proviendraient de la multiplication des deux cellules granuleuses postérieures de l'amphiblastule (chez *Clathrina blanca*) et seraient la souche des amoebocytes de l'adulte.

Dans ses observations sur les porocytes de *Clathrina coriacea*, Marcel Prenant (1925) donne des renseignements précis sur les amoebocytes. Il reconnaît d'abord des amoebocytes hyalins de diverse taille. Chez les plus jeunes le cytoplasme est chargé de chondriocontes, qui se résolvent ultérieurement en mitochondries granuleuses. On passe de ces amoebocytes insensiblement aux amoebocytes granuleux par l'accroissement des mitochondries qui se transforment d'abord en gros granules sidérophiles, puis perdent leur colorabilité et deviennent des plastes dont seule l'écorce est colorable. Ceux-ci se chargeraient du pigment jaune caractéristique de l'Éponge et deviendraient des porocytes. Ainsi d'après Prenant, on passerait par transitions insensibles des petits amoebocytes hyalins aux amoebocytes granuleux et aux porocytes.

Volkonsky (1929) retrouve chez *Clathrina coriacea* les amoebocytes hyalins et les amoebocytes granuleux. Dans les hyalins il ne voit que des mitochondries granuleuses. Il observe comme Prenant tous les passages entre les hyalins et les granuleux. Mais pour lui, le contenu des plastes vacuolisés des amoebocytes graleux n'a aucune parenté avec le pigment ocre des porocytes. Ceux-ci ne dériveraient pas des amoebocytes et les grains oxylipoïdiques, indépendants du chondriome ou du vacuome, apparaissent d'emblée dans le cytoplasme comme formation autonome.

Les Éponges calcaires hétérocoeles n'ont pas été l'objet de recherches aussi précises. Dans sa monographie des Calcaires, Haeckel (1872) ne parle pas des amoebocytes des Éponges. C'est seulement avec Schulze (1875) que ces éléments sont reconnus. Il voit dans le mésenchyme de *Sycon raphanus*, réparties irrégulièrement, des cellules migratrices étoilées à fins pseudopodes, mais il n'appelle amoebocytes que les éléments à pseudopodes lobés dont le noyau sphéruleux est relativement gros. Ce sont ces amoebocytes qui se transforment en œufs. Schulze, en somme, n'a pas distingué les amoebocytes granuleux des amoebocytes hyalins.

Maas (1900) retrouve les amoebocytes déjà dans l'Olynthus, les qualifie de cellules génitales primitives qu'il ne relie à aucun feuillet.

Hammer (1907) confirme Schulze et Maas. Il voit apparaître les cellules

amoeboïdes très tôt dans le développement de la larve et les donne comme souche des œufs.

Tandis que SCHNEIDER (1908) admet les idées de MAAS sur les amoebocytes et leurs dérivés, JÖRGENSEN (1910), au contraire, sans reprendre l'étude des amoebocytes, fait dériver les premières ovogonies des cellules étoilées, qui montrent des mitoses avec le nombre diploïde.

DEL RIO HORTEGA et FERRER (1917) n'ont pas étudié précisément les amoebocytes, mais ils décrivent néanmoins le tissu conjonctif (tissu interstitiel) des Éponges calcaires. Chez *Leucosolenia falcata*, ils le trouvent formé de cellules à ramifications plus ou moins étendues. Certaines n'ont que de gros prolongements.

Chez *Sycon ciliatum* le tissu connectif est beaucoup plus différencié. Dans la substance fondamentale sont éparses de nombreuses cellules. Certaines, à cytoplasme finement granuleux, montrent des prolongements plus ou moins nombreux qui, après un court trajet, se bifurquent ou se trifurquent, s'entrecroisant les uns avec les autres. Tantôt ils se réunissent pour former un faisceau de fibres parallèles, plus fréquemment ils s'enroulent autour des spicules. Un second type de cellule se caractérise par un cytoplasme à plus gros granules.

Grantia a été moins étudiée que *Sycon*. Cependant, DEL RIO HORTEGA et FERRER notent que le tissu interstitiel de *Grantia compressa* diffère peu de celui de *Sycon*. Tout au plus les cellules sont-elles plus nombreuses avec des fibres moins développées. Leur protoplasme est finement vacuolaire avec petites mitochondries entre les vacuoles.

Dès 1894, DENDY avait distingué dans le mésenchyme de *Grantia compressa* les cellules étoilées à prolongements radiaires des cellules amoeboïdes à protoplasme uniformément granulaire et à pseudopodes arrondis. Entre les deux sortes de cellules il voyait des stades intermédiaires. En 1890, comme SCHULZE, il donnait les cellules amoeboïdes comme souche des œufs, mais plus tard (DENDY, 1915), ayant reconnu les deux générations d'ovogonies, il faisait dériver la première de choanocytes émigrés dans le mésenchyme.

C'est à une manière de voir analogue que s'est rattaché GATENBY (1919). Il trouve dans la mésoglée des cellules amoeboïdes et remarque que les unes ont les inclusions des choanocytes, tandis que d'autres, très petites, ont très peu de grains vitellins et très peu de mitochondries. Il a aussi interprété comme amoebocytes les cellules qui viennent entourer l'œuf et constituer la membrane placentaire (GATENBY et KING, 1929). Pour lui les choanocytes sont la principale source des cellules amoeboïdes. Ils émigrent dans la mésoglée durant toute la vie de l'Éponge et cette formation des amoebocytes commence dès l'amphiblastule aux dépens des cellules flagellées.

KOLLMANN (1908) étudie parmi les Éponges calcaires *Sycon ciliatum* et *Clathrina clathrus*, mais il ne donne de précisions que pour les cellules de *Tethya*

lyncurium, c'est-à-dire pour une Siliceuse. Il dit d'ailleurs qu'il n'a pas poussé très loin ses recherches, ses résultats concordant avec ceux de COTTE.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nos observations ont surtout porté sur les Éponges hétérocoeles (*Sycon raphanus* et *Grantia compressa*), mais nous avons eu aussi l'occasion d'examiner quelques préparations d'Homocoeles (*Clathrina, Leucosolenia, Leucandra*).

SYCON RAPHANUS

Si on examine le mésenchyme d'un *Sycon raphanus*, on observe en plus des scléroblastes : 1° des cellules ramifiées à fins pseudopodes, correspondant aux collencytes, qui sont considérés comme secrétant la gelée ou substance fonda-

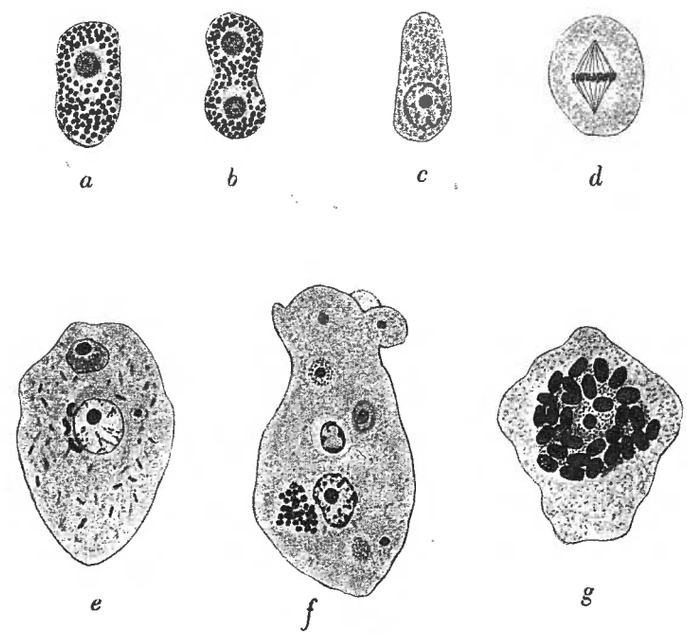


FIG. 1. — *Sycon raphanus* O. S. — *a*, éosinophile; *b*, éosinophile fin de division; *c*, petit hyalin; *d*, sa division; *e*, *f*, mégacytes avec cellules englobées; *g*, mégacyte parasité par un coccobacille. — *a*, *b*, *c*, *d*, *f*, Bouin alc. H. F. — *e*, *g*, Champy H. F. × 2.000.

mentale; 2° une série de cellules à pseudopodes lobés dans lesquels nous reconnaîtrons : de petits amoebocytes hyalins à petits noyaux, de petits amoebocytes hyalins à gros noyau, de grands amoebocytes hyalins pour lesquels nous proposerons le nom de *mégacytes*, des amoebocytes granuleux ou éosinophiles, enfin des choanocytes émigrés chez lesquels le flagelle est plus ou moins disparu. Bien entendu, on trouve encore, dans le mésenchyme, des ovocytes avec leurs cellules annexes (cellule charriante et dolly-cell). Notons encore que le mésenchyme du

Sycon raphanus de Banyuls est fréquemment envahi par de petits éléments allongés qu'on prendrait pour des stades levûre d'un mycelium s'ils n'étaient amochoïdes.

Collencytes.

Nous n'insisterons guère sur les collencytes dont Del Rio Hortega et Ferrer ont particulièrement bien étudié les fins prolongements. Ajoutons seulement que le noyau de ces cellules mesure seulement de 3 μ à 3 μ 2 et présente un petit nucléole plus ou moins excentrique. Contre la membrane du noyau est appliqué un corps de Golgi, tout noir au Champy, et qui à l'Hirschler et au Kopsch apparaît arqué avec substance chromophile et chromophobe. Ces cellules ont, comme l'ont bien dit Del Rio Hortega et Ferrer, des formes variées, mais elles ne doivent que très rarement être fusiformes ou triangulaires. Celles qui apparaissent ainsi sont pour nous des scléroblastes, toujours nombreux dans le mésenchyme, et que l'ont peut méconnaître à la suite de la dissolution du calcaire. Cependant, sur certaines préparations et particulièrement avec la méthode mitochondriale de Hollande, on voit toujours vivement colorée ce que Del Rio Hortega et Ferrer ont appelé la membrane connective des spicules. Ces cellules ramifiées ne sont pas toujours faciles à séparer des amoebocytes, les cellules fixes pouvant se transformer en cellules mobiles par perte ou contraction de leurs prolongements.

Petits amoebocytes hyalins.

Les petits amoebocytes hyalins sont sous leur forme typique des éléments ovoïdes ou ellipsoïdes, parfois irréguliers, mais sans véritables lobopodes. Ils ont de 4 à 10 μ et leurs noyaux de 2 μ 5 à 3 μ 2. Ceux-ci ont un petit nucléole excentrique et un certain nombre de grains chromatiques fixés sur un réseau dans les préparations au Bouin (fig. 1, *c*). Au Champy, ils montrent des mitochondries granuleuses et un corps de Golgi appliqué contre le noyau. On observe assez facilement leur division qui est mitotique et montre plus de vingt petits chromosomes (fig. 1, *d*).

De ces petits amoebocytes hyalins typiques, on passe sans grande transition à des formes plus grandes où le noyau de 4 μ à 4 μ 5 avec nucléole de 1 μ semble indiquer des cellules germinales primitives. Ce sont sans doute ces éléments que certains auteurs appellent avec Minchin archéocytes. Fait à noter, nous avons observé ces amoebocytes plus grands sous une forme typique dans un granulome déterminé par un corps étranger (fig. 2). Ils formaient plusieurs couches d'éléments mesurant de 7 à 10 μ avec noyaux de 4 μ à 4 μ 5 à nucléoles assez gros. Dans le cytoplasme de ces amoebocytes existait généralement un petit amas de grains de pigment ocre (fig. 2, *p*). Il est intéressant de constater que déjà chez les Éponges les phagocytes peuvent constituer ainsi de petits granulomes de défense comme chez les Métazoaires. Nous ne pouvons souscrire à l'opinion de

Dendy (1915) pour qui l'Éponge n'est pas beaucoup plus élevée en organisation qu'une colonie de Choanoflagellés.

Disons cependant que nous n'avons pas vu les étapes de la formation du granulome et qu'à son sujet on peut faire deux hypothèses : ou bien le corps étranger avait pénétré d'emblée dans le mésenchyme et les amoebocytes l'ont entouré, ou bien il s'agit du contenu d'un fond de tube radiaire dont les choanocytes se seraient transformés en amoebocytes.

Chez les jeunes Éponges, parfois chez les adultes, des cellules analogues paraissent devoir être la souche des ovogonies. Nous croyons qu'on ne peut

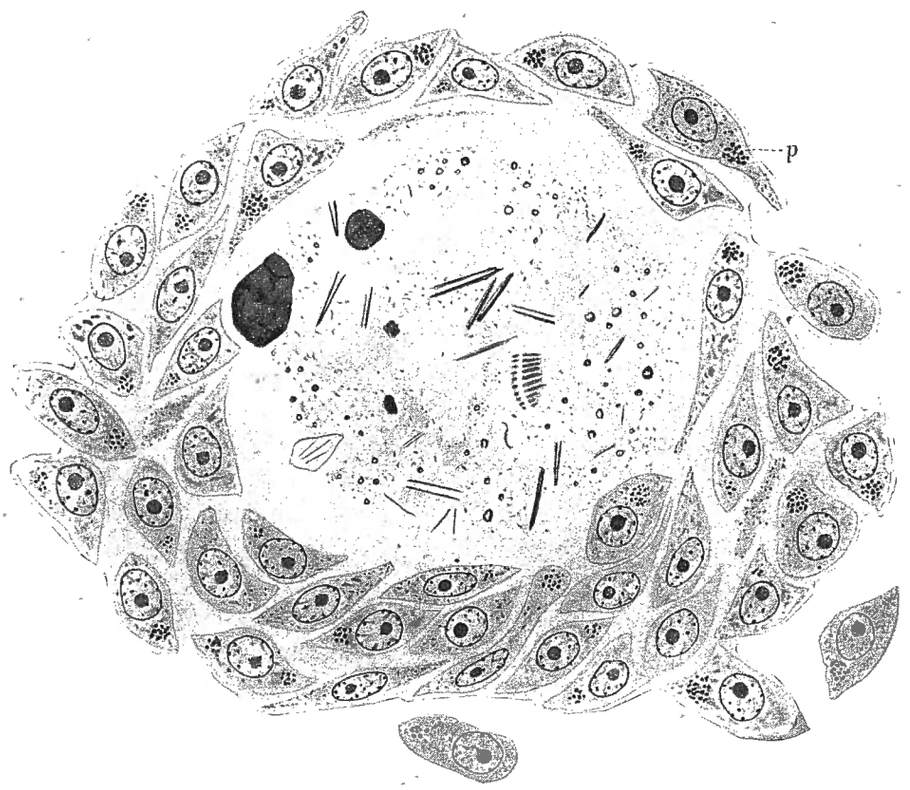


Fig. 2. — *Sycon raphanus*. — Petit granulome développé autour d'un corps étranger. *p*, pigment. — Bouin alc. H. F. × 2.000.

reconnaître avec certitude cette lignée que si le noyau est entouré de quelques chromidies (fig. 3, *B*) ou bien lorsque, comme dans certaines Éponges, on rencontre au voisinage de l'atrium des éléments à cytoplasme réduit et à noyaux se préparant à la division. Nous montrons ici (fig. 3, *A*) plusieurs de ces éléments, tous en prophase, et qui n'ont pas cependant encore le caractère des vraies ovogonies.

Grands amoebocytes hyalins ou mégacytes.

Les grands amoebocytes hyalins ont un plasma très finement granuleux, qui avec la plupart des techniques reste à peu près incolore. En moyenne, ils mesurent de 12 à 20 μ, mais en hiver où ils sont plus nombreux, on en trouve qui atteignent jusqu'à 50 et 60 μ (fig. 4, *A* et *B*). Le noyau reste toujours de petite taille (4 à 5 μ). Son nucléole est généralement excentrique; la chromatine est représentée par quelques grains avec un réseau plus ou moins visible. Deux ou trois dictyosomes sont appliqués contre la membrane nucléaire et dans le plasma sont éparses des mitochondries granuleuses, en haltères ou bacilliformes et toujours peu nombreuses (fig. 1, *e*). Au voisinage du noyau, on rencontre un amas constant de pigment ocre, comme dans beaucoup de cellules de l'Éponge. Une

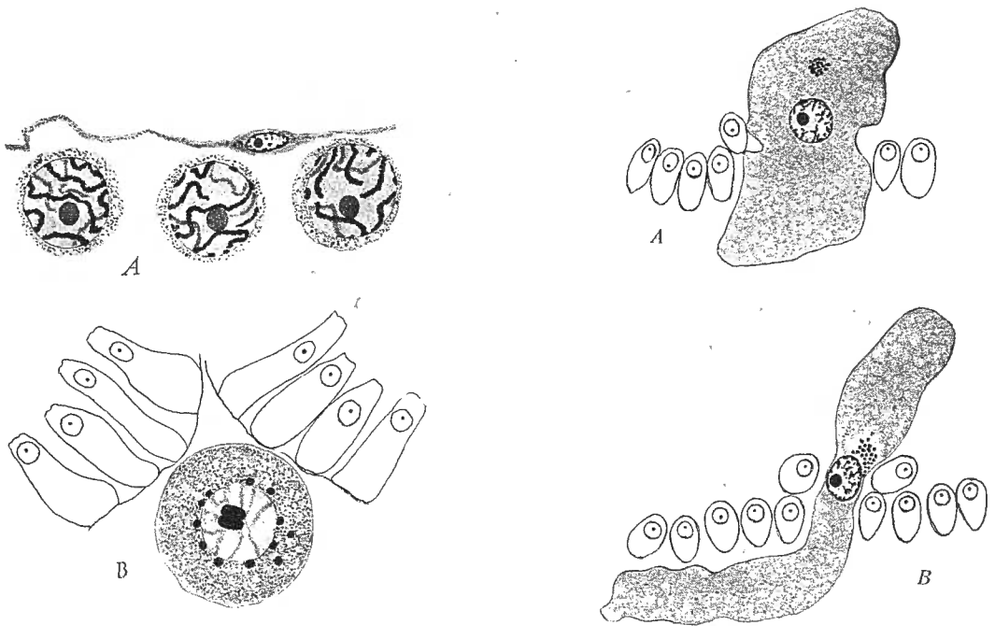


FIG. 3. — *Sycon raphanus* de 0mm6. — *A*, cellules germinales en prophase au niveau de l'atrium. — *B*, cellule germinale entre les tubes radiaires. — Bouin alc. H. F. × 2.000.

FIG. 4. — *Sycon raphanus* d'hiver. — *A*, *B*, mégacytes traversant la ligne des choanocytes. Bouin alc. H. F. × 1.400.

auréole claire, qui paraît parfois être une vacuole, entoure souvent cet amas pigmentaire. Le cytoplasme contient généralement quelques inclusions chromatiques, noyaux ou débris de noyaux phagocytés. On peut même y voir englobées des cellules entières (fig. 1, *e* et *f*). Ces mégacytes vont les chercher jusque dans la lumière des corbeilles en traversant la ligne des choanocytes (fig. 4, *A* et *B*).

Dans les jeunes *Sycon*, on trouve dans la cavité des tubes radiaires des sortes de mégacytes. Mais nous ne sommes pas sûrs que ces éléments ne repré-

sentent pas une quatrième catégorie. On n'y voit pas, par exemple, l'amas pigmentaire si constant chez les autres. Au lieu de gros lopopodes, ils poussent souvent des pseudopodes effilés, qui paraissent les différencier des vrais mégacytes.

Nous ne pouvons dire si ces amoebocytes, qui sont des macrophages, phagocytent les bactéries. Assurément on voit parfois en eux des sphérules qui peuvent être des coccus plus ou moins digérés, mais ce n'est qu'exceptionnellement. En revanche nous en avons vu plusieurs fois de parasités par des Coccobacilles. Ceux-ci se tassent autour du noyau, laissant libre toute la périphérie de la cellule (fig. 1, *g*) [1]. La forme du parasite et surtout sa disposition semble prouver qu'il est vivant et non altéré.

Les mégacytes sont plus nombreux dans les *Sycon* d'hiver. Ils semblent exister déjà dans l'Olynthus au niveau des pores. Comme chez *Sycon raphanus* nous n'avons pas retrouvé les porocytes décrits par Maas (1900) et par Hammer (1907), nous nous demandons si ces mégacytes ne les représenteraient pas.

Amoebocytes éosinophiles.

Les amoebocytes éosinophiles se montrent déjà abondants dans de très jeunes *Sycon* de moins de 1 millimètre, et nous les observons même dans les pupes. Notons que Gatenby, chez *Grantia*, a vu certaines cellules flagellées de la larve s'enfoncer et devenir amoebocytes granuleux. Ceux-ci sont très faciles à reconnaître puisque ce sont typiquement des éosinophiles (fig. 1, *a*). Bourrés de grains sphériques, vivement colorables par l'éosine et par l'hématoxyline ferrique, ils sont très généralement allongés et mesurent dans leur grand diamètre, environ 9 μ. Leur petit noyau sphérique (2 μ) montre un nucléole central et des grains chromatiques en cercle. Entre les granules éosinophiles on distingue quelques mitochondries plus petites, en haltères, grains ou chaînettes de grains. Ces éosinophiles, jamais bien nombreux, sont épars dans le mésenchyme. Chez de très jeunes *Sycon*, nous en trouvons d'intercalés entre les choanocytes et pourvus seulement d'un petit nombre de granulations (fig. 6, *B*). On a ainsi l'impression qu'ils dérivent de choanocytes qui se chargeraient de grains après avoir perdu leur collerette et leur flagelle, ce qui concorde avec les observations de Gatenby faites sur l'amphiblastule.

Nous les avons vus se diviser. Les noyaux se reconstituent complètement avant la scission cytoplasmique et l'on observe des amoebocytes binucléés en voie de division (fig. 1, *b*). Ces images sont fréquentes chez les jeunes *Sycon* dans la région de l'oscule.

---

[1] C'est par impression et d'après leur taille que nous interprétons comme Coccobacilles ces parasites qui sur toutes nos préparations sont colorés massivement en noir. En fait nous ne connaissons pas leur structure.

Choanocytes émigrés.

DENDY (1915) et GATENBY (1927) ont décrit l'émigration des choanocytes dans le mésenchyme où on les trouve encore pourvus de flagelles, mais sans collerette. D'après GATENBY ils se transforment en ovogonies flagellées, qui donnent directement des ovocytes. Des préparations, traitées par la méthode mitochondriale de Hollande, nous ont montré, dans le mésenchyme de *Sycon*, ces choanocytes encore pourvus de flagelles. Les uns sont cylindriques, allongés comme le choanocyte originel (fig. 5, *a*); les autres sont devenus ovoïdes. Aucun n'a de collerette, mais il nous semble bien que quelques-uns possèdent de véritables flagelles (fig. 5, *a*, *b*, *c*). Tantôt ce flagelle s'insère sur un grain chromatique au sommet d'un cône clair et un autre grain peut exister au-dessus du premier (fig. 5, *b*);

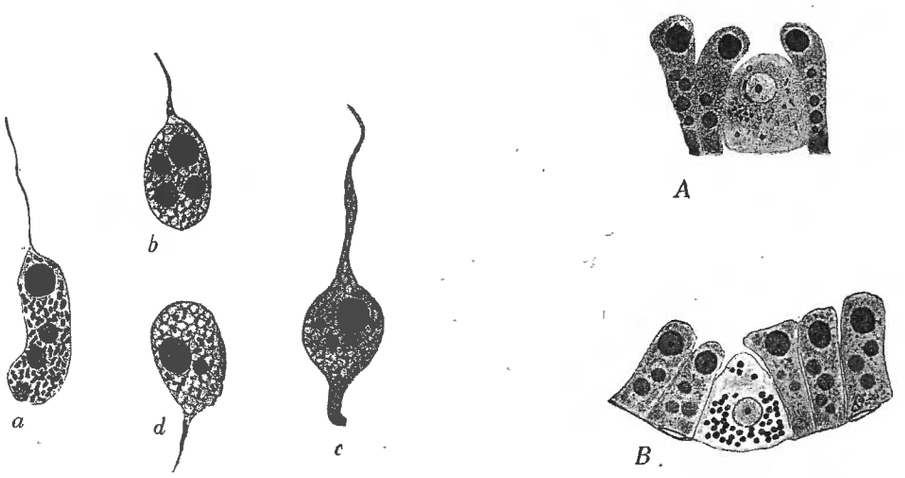


FIG. 5. — *Sycon raphanus*. — *a*, *b*, *c*, *d*, choanocytes émigrés dans le mésenchyme. Technique mitochondriale de Hollande. × 1.600.

FIG. 6. — *Sycon raphanus* de 0mm6. — *A*, naissance du mégacyte; *B*, naissance d'un éosinophile. — Champy H. F. × 1.600.

tantôt il est la continuation directe du cytoplasme effilé, sans blépharoplaste visible. Dans d'autres cas, il prolonge un long pseudopode; mais alors sommes-nous sûrs d'avoir affaire ici à un flagelle et ne devrait-on pas plutôt voir dans ce prolongement filiforme l'extrémité postérieure du choanocyte? Car dans toutes ces cellules, on ne suit pas ce flagelle à l'intérieur du cytoplasme comme dans les choanocytes des tubes radiaires.

D'autres éléments du mésenchyme, ayant l'air encore de choanocytes émigrés, ont des prolongements analogues qui paraissent plutôt postérieurs (fig. 5, *d*). Nous les interprétons comme choanocytes parce qu'ils en gardent encore la structure : noyaux de même taille avec un nucléole, cytoplasme apparaissant, par la méthode de Hollande, bourré de petites sphérules incolores avec,

entre elles, quelques sphères lipoïdiques et des grains ou courts bâtonnets mitochondriaux.

Origine des amoebocytes.

Comme on le voit, on peut dire avec DENDY et GATENBY que les choanocytes donnent naissance aux amoebocytes et le phénomène commencerait déjà avec les cellules flagellées de la larve, qui n'ont pas de collerette. Mais ici la question se complique du fait de la possibilité d'émigration de diverses cellules dans les larves.

Nous avons revu, après GATENBY, les cellules placentaires émigrer dans la larve et ces cellules sont des amoebocytes de l'Éponge mère. Mais quelle est l'origine des amoebocytes bien différenciés comme les mégacytes et les éosinophiles? Nous n'avons jamais vu nettement la transformation d'un petit amoebocyte hyalin en mégacyte. En revanche, nous avons observé ce que nous croyons être la transformation sur place du choanocyte en mégacyte.

Dans de petits *Sycon* de $0^{mm}6$ à $1^{mm}4$, nous trouvons parmi les choanocytes de grosses cellules très claires dont les mitochondries encore peu nombreuses sont éparses. Le parabasal est remplacé par un ou deux dictyosomes accolés au noyau (fig. 6, *A*) qui mesure 3 μ. On voit certains de ces éléments quitter la ligne des choanocytes et émigrer dans le mésenchyme où on trouve aussi des mégacytes.

Les éosinophiles paraissent avoir la même évolution. Dans une petite Éponge de $0^{mm}66$ nous avons vu dans la ligne des choanocytes des éléments plus gros ayant perdu leurs flagelles et contenant déjà un certain nombre de grains éosinophiles (fig. 6, *B*). Cette production des éosinophiles peut commencer beaucoup plus tôt. GATENBY l'a vue dans l'amphiblastule; les amoebocytes qu'il figure dérivant des cellules flagellées semblent bien des éosinophiles. Nous les trouvons déjà en toute certitude dans les pupes à des stades, où la couche dermique n'a qu'une seule rangée de scléroblastes enveloppant la masse des cellules endodermiques, ou à un stade postérieur (*Preolynthus*) à couche endodermique unique (fig. 7, *B*). Certaines de ces cellules mesurant 7 μ avec un noyau de 1 μ 6 à 2 μ sont déjà bourrées de granules éosinophiles typiques. La place de ces éosinophiles, parfois voisins des scléroblastes, mais toujours dans la couche endodermique, ne laisse pas de doute sur leur origine.

Dans ces pupes qui nous fournissaient les premiers amoebocytes éosinophiles se rencontrent aussi de nombreuses cellules en dégénérescence atrophique (fig. 7, *A*, *p*). Leur noyau est en pycnose, rejeté parfois à la périphérie de la petite cellule. Ces éléments sont libres ou inclus dans d'autres cellules endodermiques qui se comportent ainsi comme des macrophages (fig. 7, *A*, *m*). Ces petites cellules atrophiques correspondent sans doute aux « amibocytes minuscules » décrits par MINCHIN (1900) dans la pupe de *Clathrina* et qu'il donne comme souche des amoebocytes de l'adulte, opinion que nous ne pouvons admettre, notre façon de voir

étant tout autre. Pour nous, il se passe chez les Éponges ce que l'on a observé dans le développement de beaucoup d'Invertébrés et chez toutes les Classes de Vertébrés (cf. Max Ernst, 1926) : la dégénérescence atrophique de certaines cellules, dégénérescence sans doute indispensable pour le développement de l'organisme. Il y aurait production de nécrohormones, qui seraient des hormones de division. Ces dégénérescences cellulaires, nécessaires à la prolifération de certaines cellules, contribuent aussi à la formation des cavités, c'est-à-dire au modelé de la morphologie de l'adulte.

Notons, enfin, que dans certaines de ces pupes où les petites cellules endodermiques à cytoplasme très réduit ont un noyau de 2 μ 8 avec petit nucléole,

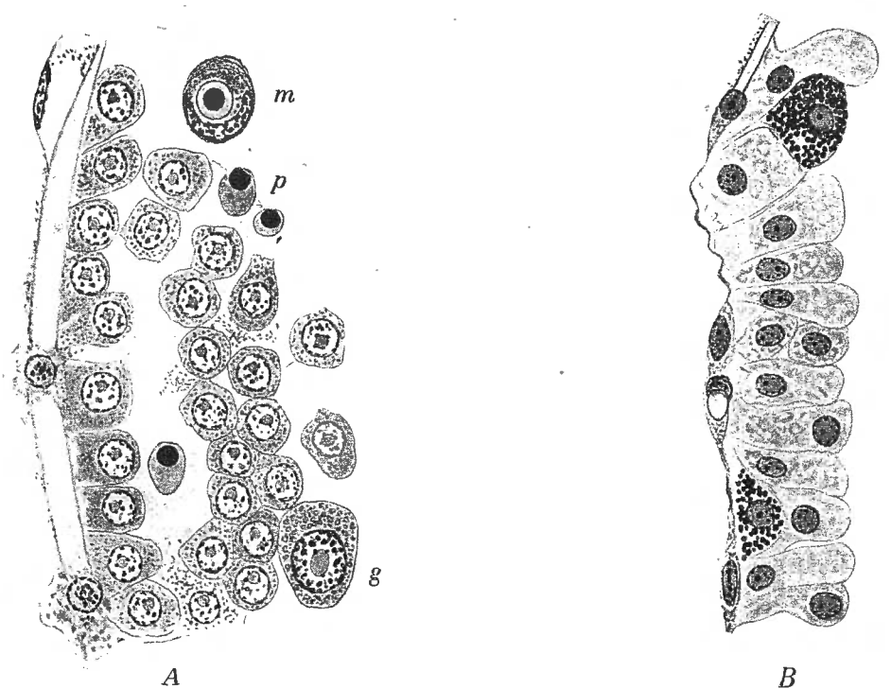


Fig. 7. — *Sycon raphanus*. — *A*, fragment de coupe d'une pupe au moment de la formation de la cavité; *g*, gonocyte; *p*, cellule atrophique avec noyau pycnotique; *m*, cellule ayant phagocyté un élément à noyau pycnotique. — *B*, fragment de coupe d'une pupe à la fin de l'évolution (*Preolynthus*), naissance des éosinophiles. Bouin alc. Prenant. × 1.800.

nous trouvons de temps à autre vers le centre quelques grosses cellules chargées de petits corpuscules de réserve, et ayant un noyau de 4 μ 5 à 4 μ 7 avec un gros nucléole de 1 μ 5. Il nous semble bien que nous avons là ce qu'on appelle l'archéocyte, c'est-à-dire un amoebocyte à gros noyau, qui peut être une cellule génitale primitive (fig. 7, *A*, *g*). De tels archéocytes dérivent manifestement de cellules endodermiques qui ont grossi.

GRANTIA COMPRESSA PENNIGERA

Dans le mésenchyme de *Grantia* il semble de prime abord qu'on ne trouve pas les trois catégories d'amoebocytes observées chez *Sycon*. A notre avis ils existent tous, mais beaucoup moins abondants.

Petits amoebocytes hyalins.

Les petits amoebocytes hyalins sont rares. Il n'est cependant pas difficile d'observer dans le mésenchyme des éléments hyalins d'environ 9 μ, de forme variable, avec noyau de 3 à 4 μ. Ces éléments mobilisés se rattachent aux cellules étoilées du mésenchyme par beaucoup de formes intermédiaires. Il s'agit bien de cellules migratrices que l'on peut même trouver dans les canaux inhalants (fig. 8, *b*).

Les cellules étoilées du mésenchyme ont en général de 7 à 8 μ et un petit noyau de 3 μ avec un corps de Golgi au-dessus de lui (fig. 8, *a*). Nous n'avons jamais vu ces cellules se transformer en éléments germinaux comme le soutient Jörgensen (1910) pour *Sycon*. En revanche le mésenchyme contient des éléments plus gros dont nous ne pouvons dire l'origine. Ils ont au moins 12 à 13 μ, un beau noyau de 6 μ et plus avec gros nucléole central et nombreux gros grains chromatiques (fig. 8, *c*). Ce sont pour nous les gonocytes. Nous les avons vus entrer en mitose et montrer à leur plaque équatoriale plus de 20 gros chromosomes en courts bâtonnets ou en huit. Dans un cas, on remarquait, en plus de 22 chromosomes, dans une auréole claire quatre éléments beaucoup plus petits et semble-t-il en division (fig. VIII, *d*). Nous aurions donc là la seule cellule de la lignée germinale qui ait le nombre somatique. Les cellules issues de sa division donneraient les premières ovogonies.

Grands amoebocytes hyalins ou mégacytes.

Les mégacytes sont représentés par de grands amoebocytes clairs de 16 μ de diamètre en moyenne, mais pouvant atteindre 22 μ; leur noyau est relativement petit (4 μ) (fig. 8, *e*). Ils sont caractérisés comme ceux de *Sycon* par un amas de grains de pigment ocre situé dans le cytoplasme. La fixation au *Champy* démontre des mitochondries en granules ou courts bâtonnets. Un nombre variable de tégosomes, situés autour de la membrane nucléaire, représente l'appareil de Golgi (fig. 8, *f*). Des inclusions chromatiques, qui sont inconstantes, sont sans doute les restes d'éléments phagocytés.

Nous n'avons jamais vu chez *Grantia* les formes géantes de mégacytes observés chez les *Sycon* de printemps. Il est vrai que tout notre matériel de *Grantia* a été récolté au mois de juillet.

Amoebocytes éosinophiles.

Les éosinophiles sont très rares chez les adultes et on ne les trouve facilement que chez les jeunes *Grantia*. GATENBY (1920) semble les avoir observés dans les larves. Ils ont tous les caractères des amoebocytes éosinophiles de *Sycon*, sont seulement plus grands comme la plupart des éléments de *Grantia* et mesurent de 11 à 12 μ, le noyau atteignant jusqu'à 3 μ 5 (fig. 8, *g*). On les rencontre çà et là dans le mésenchyme et particulièrement en dessous des choanocytes.

FIG. 8. — *Grantia compressa pennigera*. — *a*, cellule fusiforme du mésenchyme; *b*, petit hyalin; *c*, *d*, gonocytes; *e*, *f*, mégacyte; *g*, éosinophile. *a*, Kopsch. — *b*, *f*, *g*, Champy H. F. — *c*, *d*, *e*, Bouin alc. H. F. ×1.800.

Dans la cavité des blastules et des amphiblastules de *Grantia*, on peut trouver des cellules ayant les caractères des petits amoebocytes hyalins. Dérivent-ils des cellules même de la larve, ou bien de celles de la membrane placentaire qui est constituée par les amoebocytes de l'Éponge mère, nous ne pouvons le dire. Chez *Grantia* les cellules nourricières des œufs semblent être des amoebocytes; certaines ont inclus en elles un noyau tout comme les mégacytes.

EPONGES CALCAIRES HOMOCOELES

Nous serons très brefs sur les Calcaires homocoeles que nous avons peu étudiées. MARCEL PRENANT (1925) et VOLKONSKY (1929-1930) nous ont fourni après MINCHIN (1900) de bons renseignements sur les amoebocytes de *Clathrina coriacea*.

Nous avons revu après PRENANT les amoebocytes hyalins et nous pouvons confirmer ce qu'il dit de leurs mitochondries. Contre la membrane nucléaire se voit un corps de Golgi que VOLKONSKY (1930) décrit d'ailleurs sous le nom de parabasal dans les amoebocytes granuleux. PRENANT a cru voir tous les passages entre les amoebocytes hyalins et les amoebocytes granuleux. Ces stades intermédiaires nous ont échappé et chez les Hétérocoeles nous voyons les éosinophiles naître, soit des cellules endodermiques de la pupe (anciennes cellules flagellées de la larve), soit des choanocytes chez la jeune éponge. PRENANT a cru voir encore les amoebocytes granuleux se transformer en porocytes. La vésiculation des granules des éosinophiles donnerait les sphérules jaunes chromolipoïdes. VOLKONSKY (1929) conteste ces observations. Les granules de chromolipoïde ne dériveraient ni des mitochondries, ni des plastes, ni du vacuome et apparaîtraient dans presque toutes les cellules de l'Éponge, mais jamais dans les amoebocytes granuleux.

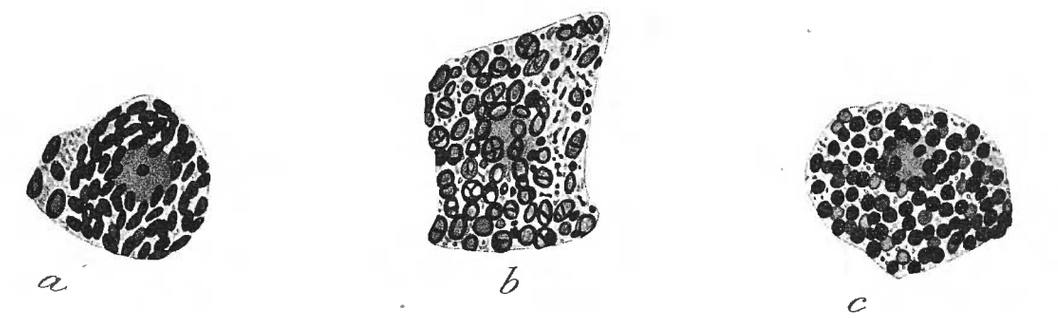


FIG. 9. — *a*, *Clathrina contorta*, éosinophile; *b*, *Clathrina coriacea*, eosinophile; *c*, *Leucosolenia falcata*, éosinophile. — Champy H. F. × 2.700.

Nous nous expliquons très bien l'interprétation de PRENANT, car en étudiant d'abord les *Clathrina coriacea* de Roscoff, nous avons revu la transformation des sphérules éosinophiles en plastes vacuolaires et dans ces plastes apparaissent de petits corpuscules réfringents, ressemblant par leur aspect jaunâtre aux plus petites sphérules des porocytes (fig. 9, *b*). Mais dans *Clathrina contorta* de Banyuls, nous retrouvons la transformation en plaste des corpuscules éosinophiles qui sont ici en forme de coccobacille et un peu moins gros que ceux de *Clathrina coriacea*. En fait on ne voit qu'un certain nombre de corpuscules ainsi transformés. Il y en a toujours beaucoup moins que dans *coriacea*. Ils sont plus ou moins bacilliformes et de structure assez constante, mesurant 1 μ environ (fig. 9, *a*). On ne voit là aucune transformation possible de l'amoebocyte granuleux en porocyte.

Chez *Leucosolenia falcata*, nous ne trouvons plus cette transformation en plastes. Les amoebocytes granuleux, toujours rares, ont des corpuscules éosinophiles plus ou moins arrondis et diffèrent nettement des porocytes chargés comme chez les *Clathrina* de sphérules jaunes chromolipoïdes (fig. 9, *c*). Là il n'y a pas de stades intermédiaires. Nous adoptons par conséquent la manière de voir de VOLKONSKY.

Chez la larve de *Clathrina blanca*, MINCHIN (1900) croit avoir vu des amoebocytes minuscules qui seraient la souche des amoebocytes de l'adulte. N'ayant pas eu l'occasion jusqu'ici d'étudier de larves de *Clathrina*, nous ne pouvons qu'être très réservés sur l'interprétation de MINCHIN. Mais nous avons toujours l'impression, comme nous l'avons dit, que ces amoebocytes minuscules correspondent aux cellules à noyau pycnotique des pupes de *Sycon*.

Ainsi donc chez beaucoup d'Éponges calcaires existent deux séries d'amoebocytes : les hyalins et les éosinophiles. Les trouvera-t-on chez toutes les Calcaires, nous n'en sommes pas sûrs. Peut-être n'existent-ils pas chez certaines *Leucandra* (*L. nivea*). De ces deux séries d'amoebocytes une seule, celle des hyalins, fournit les phagocytes. Nous avons montré que les mégacytes sont des macrophages et que chez les Calcaires, il n'y aurait peut-être pas de microphages. Si certains microbes sont englobés, ils ont bien l'air de rester vivants, d'être de

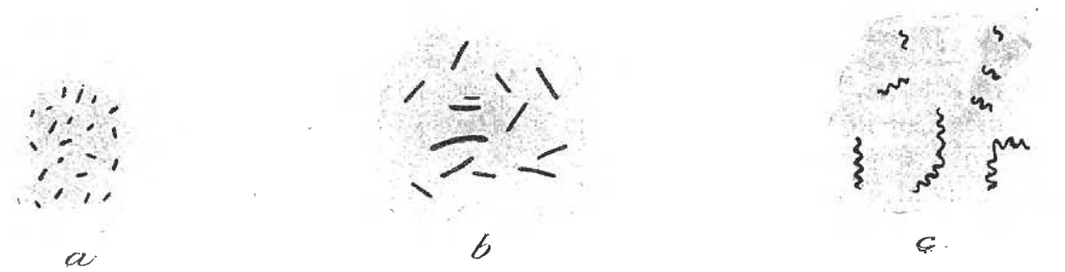


FIG. 10. — Microbes du mésenchyme des Éponges calcaires.
a, bactéries de *Leucosolenia falcata; b*, bactéries de *Leucosolenia clathra; c*, *Treponema brevis*, n. spec. de *Clathrina coriacea*. × 2.700.

véritables parasites. Les amoebocytes des Éponges calcaires semblent rester indifférents aux nombreux microbes qu'ils peuvent rencontrer.

Le mésenchyme des Éponges est très fréquemment envahi par des microbes, qui sont là extrêmement nombreux. Tantôt ce sont des bacilles immobiles comme dans *Leucosolenia clathra* et *Leucosolenia falcata*; ceux de *falcata* sont de courts bacilles de moins de 1 μ et polymorphes (fig. 10, *a*); ceux de *clathra* mesurent en général de 3 μ à 4 μ 5 et sont rectilignes ou légèrement arqués (fig. 10, *b*). Tantôt, comme chez *Clathrina coriacea*, ce sont de petits tréponèmes que nous croyons être une espèce nouvelle (fig. 10, *c*) (1).

On ne rencontre ni bacilles ni tréponèmes dans les amoebocytes de ces diverses Éponges. Ces résultats sont en accord avec ceux de NELLY POURBAIX

(1) Les Tréponèmes de *Clathrina coriacea* dont les tours de spires ne mesurent qu'environ 0 μ, 5 rappellent un peu les *Spirella*. Beaucoup de formes n'ont que un ou deux tours de spires et mesurent de 0 μ, 8 à 1 μ, 4. Les formes à trois et quatre tours sont également communes. Les grandes formes qui ont jusqu'à neuf tours de spires atteignent 6 μ. Elles sont presque toujours pliées vers le milieu et correspondent sans doute à des formes de prédivision. Nous appellerons *Treponema brevis* n. sp. cette espèce que nous croyons nouvelle.

(1933) montrant que chez les Éponges calcaires « les choanocytes assurent seuls les phénomènes de nutrition : préhension et digestion ». Il en est autrement chez les Siliceuses où les archéocytes, c'est-à-dire des amoebocytes hyalins, captent et digèrent les bactéries. Toutefois, il serait imprudent d'être trop affirmatif. Nous avons vu dans quelques mégacytes de petites sphérules qui pouvaient être des microcoques plus ou moins digérés. N'est-il pas surprenant de ne pas trouver d'amoebocytes capables d'englober les microbes, alors qu'on les fait dériver de choanocytes qui captent et mangent les bactéries? Le choanocyte émigrant et devenant amoeboïde cesserait d'être microphage. Nous l'admettrons provisoirement en rappelant que les éosinophiles qui dérivent aussi de choanocytes ne sont certainement ni microphages, ni macrophages.

CONCLUSIONS

Nous n'insisterons pas sur l'opinion des anciens auteurs qui voyaient les amoebocytes se transformer directement en ovocytes. Ils n'ont pas pu voir tous les intermédiaires puisque avant Jörgensen on a ignoré l'existence des générations d'ovogonies. Ils ne connaissaient d'ailleurs pas mieux les amoebocytes puisqu'ils n'ont pas distingué les mégacytes et les éosinophiles. On ne peut préciser l'origine des ovogonies sans connaître les amoebocytes. Nous avons montré qu'ils sont au moins de quatre sortes. Chez les Éponges calcaires comme chez la plupart des Invertébrés il y a des éosinophiles et plusieurs sortes d'amoebocytes hyalins. Ceux-ci peuvent être divisés en: 1° petits hyalins à petit noyau; 2° petits hyalins à gros noyau; 3° mégacytes. De ces quatre sortes d'amoebocytes, il y en a deux, les éosinophiles et les mégacytes qui certainement n'ont pas de relation avec les cellules germinales. Il semble bien que les hyalins à gros noyau s'identifient avec les cellules germinales primitives ou archéocytes. Mais tous n'auraient pas fatalement cette destinée, puisque ce sont des amoebocytes à gros noyau qui constituent les granulomes de défense.

Nous avons mis en doute les amoebocytes minuscules de Minchin et supposé qu'il a vu dans les pupes de *Clathrina* ce que nous avons décrit ici dans les pupes de *Sycon* : des cellules endodermiques en dégénérescence atrophique avec noyau pycnotique, qui sécréteraient des hormones de division et contribueraient par leur disparition à la formation des premières cavités de l'Éponge.

En cherchant l'origine des amoebocytes, nous croyons avoir montré qu'on ne peut songer à les faire dériver tous d'une souche unique, comparable à un lymphocyte de Vertébré. En nous tenant aux faits, nous devons conclure que les divers amoebocytes naissent d'une façon indépendante, soit des cellules flagellées de la larve, soit des choanocytes de l'Éponge développée. Nous avons vu en toute netteté les éosinophiles apparaître dans la pupe par la transformation immédiate d'une cellule endodermique. Chez les jeunes Éponges, certains choanocytes se transforment sur place en cellules éosinophiles ou en mégacytes et n'émigrent dans le mésenchyme qu'après leur transformation. Comme Dendy et Gatenby,

nous avons vu des choanocytes émigrer dans le mésenchyme en perdant seulement leur collerette et en gardant leur flagelle; ils finissent par le perdre et par se transformer en une sorte d'amoebocyte.

Comment apparaissent les premières cellules germinales et quelles sont leurs relations avec les amoebocytes? Nous reconnaissons que nos recherches ne nous ont pas permis d'être très précis. Une cellule germinale n'est bien définie que par la grosseur de son noyau, la présence de chromidies autour de lui, ou bien l'existence d'un stade mitotique dans un cytoplasme très réduit. Les premières cellules germinales à chromidies se voient dans les très jeunes Éponges ($0^{mm}6$). Elles peuvent dériver d'amoebocytes hyalins à gros noyau (archéocytes) que l'on trouve déjà dans la pupe. Chez les Éponges plus âgées on revoit des éléments analogues; on observe même des stades de division avec le nombre diploïde. Mais il s'agit là de filiations toujours difficiles à établir. Ce que l'on peut affirmer en tout cas, c'est que ces premiers éléments germinaux n'apparaissent pas à un stade précis de la vie de l'Éponge et qu'ils doivent dériver soit d'anciennes cellules flagellées, soit plus ou moins directement d'une cellule flagellée de la larve, d'un choanocyte de l'adulte ou d'un amoebocyte, sans qu'on puisse relier cette lignée germinale à des blastomères définis des premiers stades larvaires.

Maas (1893-1900), qui avait reconnu l'apparition précoce des éléments germinaux, disait déjà que la continuité du plasma germinal n'est pas entière. Jörgensen est encore plus affirmatif puisqu'il fait dériver les premières ovogonies des cellules réticulées du tissu conjonctif. Brien (1931-1933) ne croit pas davantage à la continuité de la lignée germinale chez les Éponges. Harms (1926) trouve, au contraire, la théorie de Weissmann confirmée chez les Spongiaires, parce que leur lignée germinale se laisse ramener à la période embryonnaire. Avec Jörgensen et Gatenby, nous croyons voir les cellules germinales se différencier à divers moments de la vie de l'Éponge aux dépens de cellules somatiques (amoebocytes hyalins ou choanocytes). Par conséquent, nous doutons de la continuité du plasma germinal et nous avons tendance à accepter les idées de Jörgensen et de Brien.

AUTEURS CITÉS

1931. Brien, P., Le Soma et le Germen. (*Ann. et Bull. Soc. roy. des Sciences méd. et nat. Bruxelles.*)

1932. — Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les Spongillidoe. *Spongilla lacustris* (L.); *Ephydatia fluviatilis* (L.) (*Arch. Zool. Exp.*, t. LXXIV.)

1899. Delage et Hérouard, Traité de Zoologie concrète. (*Les Spongiaires, Paris.*)

1890. Dendy, A., Studies on the comparative Anatomy of Sponges. III. On the Anatomy of *Grantia labyrinthica* Carter and the so-called Family Teichonidae. (*Quart. Journ.*, vol. XXXII.)

1894. — Studies on the Comparative Anatomy of Sponges. V. Observations of the Structure and Classification of Calcarea heterocoela. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XXXV.)

1915. — Gametogenesis of *Grantia compressa*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. LX.)

1934. DUBOSCQ, O. et TUZET, O., Sur le parabasal ou corps de Golgi des Éponges calcaires. (*Arch. Zool. Exp. N. et R.*, t. LXXVI.)

1926. ERNST, M., Ueber Untergang von Zellen während der normalen Entwicklung bei Wirbeltieren. (*Zeit. für Anat. und Entwicklungsgesch.*, t. LXXIX.)

1919. GATENBY, J. B., The germ-cells, Fertilization and Early Development of *Grantia* (*Sycon*) *compressa*. (*Journ. of Lin. Soc.*, vol. XXXIV.)

1920. — Further notes on the oogenesis and fertilization of *Grantia compressa*. (*Journ. Micr. Sc. Londres.*)

1927. — Further notes on the gametogenesis and fertilization of Sponges. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. LXXI.)

1929. GATENBY, J. B. and KING, S. B., Note on the nutrient membrane of *Grantia amphiblastula*. (*J. R. Micr. Sc. London*, vol. XLIX.)

1872. HAECKEL, Die Kalkschwämme. (3 vol. Berlin.)

1907. HAMMER, E., Neue Beiträge zur Kenntniss der Histologie und Entwicklung von *Sycon raphanus*. (*Arch. Biont.*, 2.)

1926. HARMS, J. W., Körper und Keimzellen. (Berlin, Springer, éd.)

1924. HENTSCHEL, E., Parazoa. Porifera = Schwämme. (*Handbuch der Zool. von Kukenthal*, p. 321.)

1910. JÖRGENSEN M., Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Syconen). (*Arch. Zellf.*, Bd. 4.)

1908. KOLLMANN, M., Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. (*Ann. Sc. nat.*, 7e sér., VIII.)

1893. MAAS, O., Ueber die erste Differenzierung von Generations und Somazellen bei den Spongien. (*Verh. d. deutsch. Zool. Gesellsch.*)

1900. — Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. (*Zeit. wiss. Zool.*, t. LXVII.)

1900. MINCHIN, E. A., Éponges calcaires. La Clathrine coriace. (*Zool. descriptive. Boutan*, ch. V, t. I, Paris-Doin.)

1900. — The Porifera. (*Zoology*, *R. Lankester*, *London*.)

1933. POURBAIX, N., Mécanisme de la nutrition chez les Spongillidae. (*Ann. Soc. roy. de Belgique*, t. LXIV.)

1925. PRENANT, M., Observations sur les porocytes de *Clathrina coriacea* MONT. (*Trav. Station zool. de Wimereux*, t. IX.)

1917. RIO HORTEGA, P. (DEL) et FERRER, F., Contribucion al conocimiento histologico de las esponjas. (*Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid*, t. XVII.)

1908. SCHNEIDER (K. C.), Histologisches Practikum der Tiere. (Iena, 1908.)

1875. SCHULZE, F. E., Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus*. (*Zeit. wiss. Zool.*, vol. XXV, suppl. 3, p. 248.)

1929. VOLKONSKY, M., Les grains des porocytes et des cellules sphéruleuses de l'ascon *Clathrina coriacea* MONT. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LIV.)

1930. — Éponges calcaires. La cinétide des cellules de *Clathrina coriacea* MONT. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LV.)

LA CREVETTE D'EAU DOUCE, *ATYAEPHYRA DESMARESTI* (MILL.) DANS LES PAYS-BAS

PAR

H. C. REDEKE (Utrecht).

Comme on le sait, M. le Prof[r] Paul Pelseneer fut le premier naturaliste qui, en 1886, constatait la présence d'*Atyaephyra* (*Caridina*) *desmaresti* en Belgique. Plus tard, ces Crevettes y sont retrouvées à plusieurs reprises, et, récemment, Lestage (1932) a publié une énumération de toutes les stations belges connues jusqu'à présent. Selon ce savant, *A. desmaresti* conserve encore un sporadisme réel en Belgique, malgré que son habitat soit déjà passablement étendu. Nous irons voir que, *mutatis mutandis*, il en est de même chez nous.

Depuis de longues années déjà, j'ai compilé des notes et des matériaux pour une étude de la distribution et de l'éthologie de ces animaux intéressants. Or, leur rareté actuelle et puis des travaux plus urgents m'ont empêché de compléter mes observations, et parce que, autant que je puisse voir, il ne me sera pas possible de reprendre bientôt mes recherches sur ce point, il me semble utile de publier au moins les résultats des observations que j'ai eu l'occasion de faire jusqu'ici. Et cela surtout, puisqu'ils me semblent bien qualifiés pour corroborer les conclusions de mes collègues belges.

La présence d'*Atyaephyra* en Hollande fut signalée pour la première fois en 1915 par mon ancienne collaboratrice, M[lle] De Lint, dès le commencement de nos recherches hydrobiologiques dans l'Abcoudermeer, près d'Amsterdam. Le 19 novembre elle y obtint, dans un filet à plancton ordinaire, une dizaine d'exemplaires et communiqua sa découverte à la session scientifique de la Société Néerlandaise de Zoologie du 27 novembre suivant. Après quoi, M. le D[r] Van der Sleen fit remarquer que lui aussi connaissait les *Atyaephyra*, en ayant capturé de nombreux spécimens dans le Merwedekanaal, près de Nigtevecht, pas loin d'Abcoude.

L'année suivante nous avons examiné méthodiquement l'Abcoudermeer. En été, nous y trouvâmes à plusieurs reprises une quantité assez considérable de

larves, mais pas d'animaux adultes, fait curieux qui, d'ailleurs, fut constaté par divers auteurs qui se sont occupés de la bionomie des *Atyaephyra*. Pour n'en citer qu'un, Joly (1843), dans son admirable mémoire sur la *Caridina desmarestii*, dit (p. 48) :

« Il nous est arrivé souvent de prendre plus de cent *Caridina* d'un seul coup de filet, mais alors il s'en fallait de beaucoup que tous les individus eussent atteint l'âge adulte. Nous avons même remarqué, avec une certaine surprise, la rareté comparative de ces derniers, surtout pendant les mois les plus chauds de l'été. »

Autant que je sache, on n'a pas réussi à trouver une explication plausible pour ce phénomène remarquable.

Enfin, au commencement d'octobre, nous avons retrouvé les adultes en présence des jeunes, non seulement dans l'Abcoudermeer, mais aussi dans le Gein voisin et le Merwedekanaal, et partout en grand nombre.

En même temps, le Dr Romijn, faisant des recherches hydrobiologiques dans les environs de Bois-le-Duc, m'annonça qu'il avait capturé en juillet quelques exemplaires d'*Atyaephyra* dans le Zuidwillemsvaart, le canal qui unit la Meuse limbourgeoise avec la Meuse brabançonne, station intéressante indiquant la route par où les crevettes paraissent être venues en Hollande.

Or, notre attention resta d'abord concentrée sur l'Abcoudermeer et ses environs. L'hiver de **1916-1917** fut sévère, et, au commencement, les *Atyaephyra* se montrèrent rarement. Jusqu'à fin mars, une couche de glace épaisse couvrit les eaux. En décembre **1916** nous avions trouvé encore quelques individus sous la glace, en mars **1917** un seul, en mai six; puis pendant tout l'été ni de larves ni d'adultes ne furent observés. Évidemment, le froid extraordinaire les avait mis en fuite ou peut-être même tués en majeure partie. Enfin, contre toute attente, nous les retrouvâmes en novembre et décembre aux anciennes stations : l'Abcoudermeer, le Gein, et dans un fossé près de Nigtevecht, mais sensiblement moins nombreux que l'année précédente.

Les années suivantes, étant occupé à une étude intensive des eaux saumâtres de la Hollande septentrionale, nous avons pu constater que les *Atyaephyra* manquent absolument dans les milieux mésohalins. Cependant, des pêches sporadiques dans les régions douces ou oligohalines de la Hollande centrale nous les fournissaient de nouveau : l'Abcoudermeer, le Vecht et les Kagerplassen, près de Leyde (1). Mais le nombre d'exemplaires observés en ces années (1918-1921) fut toujours petit. Finalement, l'hiver de **1921-1922** arriva. Il était extrêmement sévère, et depuis cette période glaciale, toutes les *Atyaephyra* ont disparu aux stations autrefois si riches. Pendant plusieurs années nous les avons cherchées en

(1) Dans sa monographie des Kagerplassen, Otto (1927, p. 47) mentionne la présence de nos crevettes dans ces eaux oligohalines en 1920, se référant aux exemplaires de cette provenance, déterminés par le Dr De Man, qui se trouvent actuellement dans les collections du Musée d'Histoire naturelle, à Leyde.

vain, ce qui fit nous craindre que toutes les populations de la Hollande ne fussent exterminées par le froid.

Heureusement, nous les avons retrouvées en automne 1927, dans la Doode Maas, près de Woudrichem (Brabant septentrional), puis en 1932, dans les environs de Gouda et dans le Oude Zederik, près de Gorinchem. Toutes ces localités sont d'importance, en tant qu'elles représentent des stations intermédiaires entre les stations brabançonnes et la partie centrale de la Hollande, en particulier le Merwedekanaal, qu'on peut regarder comme un prolongement du Zederikkanaal. Il me semble donc très vraisemblable que les *Atyaephyra* venant de la Belgique ont trouvé leur chemin par les canaux indiqués. Elles ont pénétré jusqu'aux régions oligohalines, près d'Amsterdam, et y sont arrêtées par les eaux plus saumâtres, d'une teneur en chlorure trop grande, qui prévalent dans la Hollande septentrionale.

Pour compléter ce coup d'œil sur la distribution d'*Atyaephyra* dans notre pays, il faut ajouter que, malgré des investigations prolongées et intensives, nous ne les avons jamais trouvées dans les provinces orientales, bien que, comme m'écrit le Dr W. Schneider, à Friedrichsfeld, on les ait signalées récemment dans le bassin du Bas-Rhin, aux environs de Rees et de Wesel. Un peu plus tôt, Hertzog (1930) a constaté sa présence en Alsace.

Je me propose ensuite de faire encore quelques remarques supplémentaires sur l'éthologie de nos petits crustacés.

Ce sont surtout les eaux de moindre profondeur qu'habitent les *Atyaephyra*. Nous avons pris les adultes en majorité dans la zone littorale de nos lacs et le long des bords des canaux. Les stades pélagiques des larves se développent au large, mais finissent par gagner aussi les végétations rivéroises. Ici on les trouve de préférence sous le feuillage et parmi les tiges des plantes aquatiques à feuilles flottantes, comme les *Potamogeton, Limnanthemum, Nuphar* et *Nymphaea,* ou à feuilles submerses, comme *Ceratophyllum* et *Myriaphyllum*. Elles évitent évidemment les végétations dures et plus stériles des *Phragmites, Typha* et *Sparganium*. Où ces deux types d'association se trouvent entremêlés, comme, par exemple, dans le Gein, on peut étudier aisément la localisation rigoureuse de ces petits crustacés, laquelle dépend largement de leur mode de nourriture.

Comme toutes les Atyidés, *Atyaephyra* se nourrit d'algues et d'animaux microscopiques vivant dans la couche vaseuse qui couvre les plantes submergées. En brossant la surface des feuilles et des tiges avec les touffes de poils à l'extrémité de leurs « doigts », ces crustacés se procurent les éléments nutritifs contenus dans la vase.

En examinant une dizaine de spécimens, dont la longueur totale variait de 11 à 27 mm., j'ai trouvé qu'en trois cas le tube digestif était vide. Chez les autres, le contenu de l'intestin se composait de grains argileux et sablonneux mêlés avec des détritus d'origine végétale et animale, où les débris ne furent que

rarement reconnaissables. J'y ai observé quelques petits fragments de Cyanophycées (*Merismopaedia* spec., *Dactylococcopsis rhaphidioides*) et d'algues vertes indéterminables, puis des Chrysomonadines (coques de *Chrysococcus rufescens*, *Trachelomonas* spec.) et très peu de Diatomées. Çà et là des filaments courts d'algues vertes supérieures se montrèrent. Les restes de nature animale étaient encore plus sporadiques. J'ai noté : des Infusoires plus ou moins digérés, des spicules d'une éponge, fragments de valves et de pieds d'un petit crustacé. Pour conclure, il faut mentionner encore de petits corpuscules irréguliers mais solides, de couleur rouge foncé, qui se trouvaient partout éparpillés dans les particules de détritus coagulés, dont il m'a été impossible de découvrir la vraie nature.

Quant à la température, les populations d'*Atyaephyra* néerlandaises sont très eurythermes. Nous avons rencontré des individus vivant à des températures de $\pm$ 0° C., sous une couche de glace d'un centimètre d'épaisseur, jusqu'à 21° C. Or, les pêches les plus abondantes étaient faites en automne, quand la température de l'eau se monte à 5 à 10°. On peut se figurer, d'ailleurs, que ces animaux, d'origine méridionale, deviennent un peu indolents vers l'hiver et sont alors plus faciles à prendre qu'en été.

Chez nous, les *Atyaephyra* sont des organismes proprement dulcicoles, c'est-à-dire qu'ils habitent surtout les eaux douces ou presque douces. Or, leur tolérance de chlorure est assez limitée : comme je l'ai dit plus haut, elles manquent complètement dans les zones mésohalines et ne pénètrent que dans les régions les moins salées et encore presque douces de la zone oligohaline. La teneur en chlorure de l'Abcoudermeer et de son entourage variait, aux mois où nous y trouvâmes les *Atyaephyra*, d'environ 0.1 à 0.6 $^0/_{00}$; le Kagermeer montrait 0.3; le Oude Gouwe 0.2 $^0/_{00}$. Les autres stations étaient parfaitement douces.

En certaines localités, *Atyaephyra*, évidemment, est capable de supporter une concentration de sels plus élevée. Lestage (*l. c.*), par exemple, mentionne que Gauthier (1928) l'a trouvée dans les eaux continentales algéro-tunisiennes dont la densité variait de 1.003 à 1.015. Le même auteur cite encore Le Sénéchal (1888), qui découvrit la Crevette dans les eaux saumâtres du canal de Caen à la mer, et Giltay (1930), qui l'a signalée à Dixmude, dans l'Yser canalisé, et à Zuydschoote, dans le canal de l'Yser à Ypres.

En parlant des particularités du milieu, Le Sénéchal dit que près d'Ouistrehan (c'est-à-dire à l'embouchure du canal!), l'eau avait une teneur en chlorure de sodium de 2 gr. 447 par litre. Ici le canal était donc faiblement mésohalin. Malheureusement, l'auteur n'indique pas précisément la place où il a obtenu ses *Atyaephyra*, mais il fait remarquer que le petit crustacé ne paraît pas commun dans le canal. « Il l'est bien d'avantage », dit-il, « dans les fosses du champ de courses, où l'eau est entièrement douce » (p. 93). Il faut alors conclure qu'aux alentours du canal de Caen à la mer, l'eau saumâtre n'est pas l'habitat favori d'*Atyaephyra*.

Quant à Giltay, des données sur la salinité actuelle de ces stations manquent

dans sa communication brève. Cependant, la distance relativement grande de ses stations de la mer semble indiquer que la teneur en chlorure de ces eaux ne peut être très considérable.

Pour conclure, à mon opinion toutes les observations sur les mœurs d'*Atyaephyra* tendent à montrer qu'elle est à classer parmi les crustacés d'eau douce quelque peu euryhalins qui, comme certains Copépodes et Cladocères, peuvent se maintenir dans un milieu oligohalin, mais qu'on cherchera en vain dans les biotopes purement mésohalins ou même polyhalins, comme le présuppose Lestage.

BIBLIOGRAPHIE

GAUTHIER, H., 1928, Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. Alger (cité après Lestage, 1932).

GILTAY, L., 1930, Communication. (*Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, IX, année 1929.)

HERTZOG, L., 1930, Notes sur quelques Crustacés nouveaux pour la plaine d'Alsace (Bas-Rhin). (*Bull. Assoc. Philomat. Alsace-Lorraine*, VII.)

JOLY, 1843, Études sur les mœurs, le développement et les métamorphoses d'une petite Salicoque d'eau douce (*Caridina desmarestii*), suivies de quelques réflexions sur les métamorphoses des Crustacés Décapodes en général. (*Ann. Sc. nat.* [2], XIX, Zoologie.)

LE SÉNÉCHAL, R., 1888, Note sur quelques animaux recueillis dans le canal de Caen à la mer. (*Bull. Soc. Linn. Normandie* [4], I, année 1886-1887.)

LESTAGE, J.-A., 1932, Notes de limnobiologie. I. L'habitat en Belgique de *Atyaephyra desmaresti* Mill. (*Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, LXII, année 1931.)

OTTO, J.-P., 1927, Een oecologische studie van de fauna der Kagerplassen en omgevende wateren. (*Acad. Proefschr.*, Leiden.)

LA ZOOGÉOGRAPHIE EXPÉRIMENTALE DANS SES RAPPORTS AVEC LA GÉNÉTIQUE

PAR

Arnold PICTET (Genève).

Avec les planches I à III.

La position des races dans la distribution géographique des espèces est l'élément essentiel qui conditionne la variabilité de celles-ci. Les conditions extérieures et les conformations topographiques interviennent pour localiser cette variabilité.

A ce point de vue, le problème de la formation de nouvelles formes se ramène donc aux possibilités de rapprochement et de mélange des races entre elles ou avec le type de l'espèce.

L'éloignement et la séparation géographiques, les barrières topographiques, les différences d'altitude et de climat, les différences de flores, c'est-à-dire *les facteurs de la distribution en aires discontinues*, sont les conditions qui peuvent s'opposer à ces mélanges; tandis que les éléments qui délimitent la distribution en *aires continues* (succession de plaines, vallées de communication entre deux régions, etc.) les facilitent. Cependant, dans ce cas, l'augmentation du taux de variabilité héréditaire de l'espèce dépendra de la constitution génotypique des races se rencontrant; il est, en effet, essentiel que celles-ci soient de constitutions chromosomiques pouvant se combiner, pour que le mélange crée de nouvelles formes héréditaires au sein de l'espèce. Bien entendu, les conditions extérieures interviendront comme agent de sélection.

Ce sont ces phénomènes d'hybridation de races en rapport avec la distribution géographique, les séparations topographiques, la nature du sol et de la végétation des habitats, que nous nous sommes appliqué à étudier depuis plusieurs années, par des recherches expérimentales sur des Lépidoptères.

Notre méthode a consisté à croiser diverses races prises dans des localités différentes : 1° Stations voisines communiquant librement; 2° Stations voisines séparées topographiquement, mais dont les habitats peuvent communiquer dans certaines conditions particulières; 3° Stations éloignées, sans communication pos-

sible. Les rapprochements, impossibles à l'état naturel, nous les avons réalisés en laboratoire; ces recherches nous renseignent alors sur les résultats qui se produiraient dans les cas d'une rencontre fortuite. Les croisements entre races pouvant se mélanger librement nous renseignent sur la composition des nouvelles populations qui se créent de cette façon.

Si la constitution génotypique des races en mélange est le facteur primordial de la création de nouveaux génotypes dans le cadre spécifique et de la formation de nouvelles populations, il ne faut toutefois pas mésestimer les diverses formes de l'action de l'ambiance, qui interviennent comme *agents de contrôle (agents de limitation) de la génétique de ces populations*. Aussi ne sera-t-il pas superflu, au début de ce Mémoire, de marquer l'existence et l'influence de quelques-uns de ces agents.

CHAPITRE PREMIER

LA POSITION DES RACES DANS LA REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES ESPECES. LES FACTEURS QUI CONTROLENT LA GENETIQUE DES POPULATIONS

VARIATION INDIVIDUELLE ET VARIATION PERMANENTE

La distribution géographique des espèces est continue ou discontinue, en répartition horizontale ou verticale. Dans une localité donnée, l'espèce peut être représentée par ses races géographiques, qui peuvent être des génovariations ou des somations.

Les caractères par lesquels se distinguent les *somations* chez les insectes sont le plus souvent des altérations du dessin ou de la couleur produites par une action extérieure sur le soma de l'organisme. Les cellules germinatives n'étant pas atteintes généralement par ces influences, il en résulte que les caractères distinctifs des somations ne sont pas transmissibles par hérédité et qu'ils disparaissent dans la descendance aussitôt que cessent les influences particulières qui les ont créées.

Dès lors, lorsque des somations feront partie des formes d'une espèce, leur présence dans la répartition de cette espèce n'aura qu'un caractère temporaire, sans influence sur la composition permanente des populations.

Prenons un exemple parmi les Lépidoptères, puisque c'est de ces insectes que nous nous occuperons principalement dans cette étude : *Lasiocampa quercus* L. est représenté dans certaines régions par deux races : *alpina* Frey et *roboris* Schrk. *Roboris* est une somation sur le versant septentrional des Alpes, en Valais, et une génovariation sur le versant méridional; *alpina* est une génovariation sur

les deux versants. On conçoit parfaitement que la composition de l'espèce dans la région, jugée sur une période de plusieurs années, ne sera pas la même sur chaque versant.

Au contraire, les races génétiques, ou *génovariations*, sont seules héréditaires, leurs caractéristiques étant régies par des facteurs d'hérédité logés dans les chromosomes et faisant partie intégrante du patrimoine héréditaire transmissible dans la descendance, quelles que soient les influences extérieures qui pourraient se présenter. Caractérisées par la constance de leurs gènes, les génovariations sont les seuls éléments de formation de populations stables et constantes.

Exemple : *Maniola gorge* Esp. et ses deux génovariations *triopes* Sp. et *fuorni* Pict. Dans les Grisons, *gorge* peut être absolument isolée des deux autres types; dans d'autres localités (ainsi au Parc National Suisse), *triopes* et *fuorni* forment parfois des populations indépendantes. *Erynis* Esp. est une somation de *gorge*; on la rencontre de-ci de-là dans les stations, mais sa présence ne modifie en aucune façon les proportions numériques entre les autres composants.

La variation individuelle (par somations) et la variation permanente (par génovariations) sont les deux éléments de la composition des populations; seul le dernier joue un rôle permanent.

STATIONS SEPAREES, SANS COMMUNICATION POSSIBLE

Dans leur répartition géographique, les espèces et leurs races peuvent être en stations éloignées, sans communication entre elles, ou en stations rapprochées, de manière à permettre certaines possibilités de rencontre.

Dans les cas de grandes séparations géographiques (continents, îles, etc.), les races géographiques sont indépendantes et ont tendance à rester stables, sans subir de modification en raison de leur séparation des autres races et de l'espèce elle-même. Leur isolement est le facteur de leur stabilisation.

De multiples exemples peuvent être signalés parmi les animaux et les végétaux. Ainsi parmi les Lépidoptères : *Lasiocampa quercus* L. et ses races *sicula* Stgr. de Sicile, *callunae* Palm. d'Écosse, *catalaunica* Stgr. de la Catalogne, *lapponica* Fuchs de Lapponie, *russica* Grünb. de Russie, *dalmatina* de Dalamatie, qui constituent des unités immuables, parce que ne pouvant s'unir respectivement qu'entre elles. L'élevage des quatre premières races jusqu'à six générations successives démontre leur constance.

Dans les cas de séparation plus rapprochée (un pays de plaine, une vallée, un même plateau, etc.), les deux conditions peuvent se présenter : isolement et possibilité de rencontre. Cela dépend des conditions locales du terrain et de la flore, la réunion étant plus souvent réalisée dans un pays de plaine que dans une région montagneuse, fréquemment coupée de vallées, de contreforts, de sommets, qui sont autant de conditions de séparation. Ainsi, en France septentrionale et en Allemagne, pays de plaines, se trouvent *Lasiocampa quercus* L. type

et sa race *spartii* Hbn.; bien qu'isolés géographiquement, le type et sa race se sont rencontrés en une région pour former une population mixte. Par contre, le type *quercus*, de plaine, et sa race *alpina* Frey, d'altitudes supérieures, bien que vivant dans des localités horizontalement voisines, ne peuvent possiblement se rencontrer.

Ces exemples nous amènent à considérer les causes qui délimitent la continuité et la discontinuité des aires de dispersion. L'aire de dispersion des organismes des prairies ne sera continue que pour autant que les prairies se succèdent (*Lasiocampa quercus* et *spartii*). Mais dans les régions alpines, les prairies s'étagent sur le flanc des montagnes; l'élément altitude intervient alors comme facteur de séparation. Plus haut, la prairie alpine fait place à l'alpage, dont la flore est passablement différente. Une des différences importantes entre prairie et alpage jouant un rôle dans la formation des populations réside dans le fait que la première est annuellement fauchée et pâturée, tandis que la seconde n'est que pâturée. Plus haut, l'intervention humaine n'exerce plus son action; plus haut encore, l'alpage fait place aux rocailles, puis au cônes d'éboulis, enfin aux plus hauts sommets. Sur des espaces relativement restreints les aires deviennent discontinues.

LE ROLE DE L'ALTITUDE COMME FACTEUR DE SEPARATION

Ces étages successifs sont aussi des facteurs puissants de la localisation des populations. Il faut bien retenir le rôle que joue l'altitude comme élément de séparation, car la plupart des insectes ne peuvent vivre que dans des limites d'altitude déterminées. Il en est de même de beaucoup d'autres animaux et des végétaux. L'exemple de *Lasiocampa quercus* et de sa race *alpina* illustre bien ce principe. *Quercus* vivant entre 300 et 600 m. d'altitude et *alpina* au-dessus de 1,200 m., la séparation verticale n'est pas grande; mais, entre une station à 600 m. et une autre à 1,200 m., la distance horizontale est trop coupée de régions inaccessibles (succession de vallées, contreforts, sommets, glaciers, etc.) pour permettre une réunion entre l'espèce et sa race.

Ainsi les séparations topographiques des régions montagneuses sont parmi les plus importantes pour conditionner la localisation des faunes et en empêcher le mélange, même d'une station à une autre extrêmement rapprochée.

Le type de ce genre de séparation à courte distance est réalisé par la disposition des *vallées en cul-de-sac* (fig. 1 à 4), si caractéristiques de la structure alpine et qui nous ont fourni un champ intéressant d'observations au Parc National Suisse.

Ces vallées sont fermées sur trois côtés par de hauts sommets, à 2,800-3,000 mètres, reliés par des arêtes rocheuses, à 2,600-2,800 m., qui sont des barrages que fort peu de Lépidoptères peuvent franchir. A leur base, ces vallées sont fermées par une épaisse forêt, pouvant atteindre 2 kilomètres de profondeur,

FIG. 1. — Exemple d'une vallée fermée en cul-de-sac. (Parc National Suisse.)

FIG. 2. — Fermeture d'une vallée en cul-de-sac. (Parc National Suisse.)

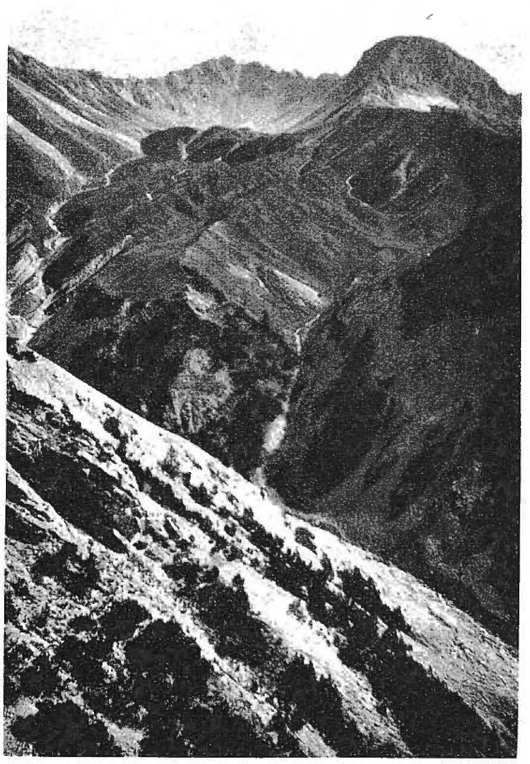


FIG. 3. — Les divers étages d'une vallée en cul-de-sac (Parc National Suisse), montrant les terrains successifs de localisation des populations selon l'altitude.

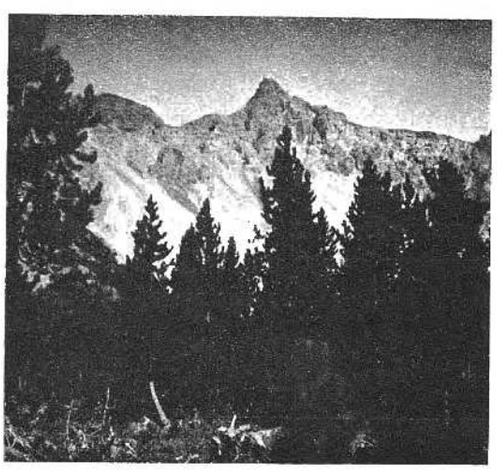


FIG. 4. — Forêt de base d'une vallée en cul-de-sac. (Parc National Suisse.)

obstacle également infranchissable. Elles se composent de divers étages successifs, une prairie de base, des mammelons rocailleux à végétation aride, une cuvette de fond surmontée de cônes d'éboulis, puis les arêtes de fermeture. Chacun de ces étages constitue un emplacement propice à la localisation, selon l'altitude, de diverses populations, lesquelles, en raison de leur isolement, sont constantes. Le passage d'un génotype d'une vallée dans l'autre devient alors difficile.

Un autre type de séparation à faible distance est encore réalisé par la présence d'une profonde vallée. Une vallée constitue un barrage d'altitude tout autant que des arêtes, en raison de la limitation du vol des Lépidoptères. Dans les Alpes du versant gauche de la vallée de l'Inn, à 1,800 m., on rencontre la race *Maniola pitho* Hb.; à la même altitude, sur le versant de la rive droite, vit le type *Maniola pronoe* Esp. La distance entre les deux versants est d'environ

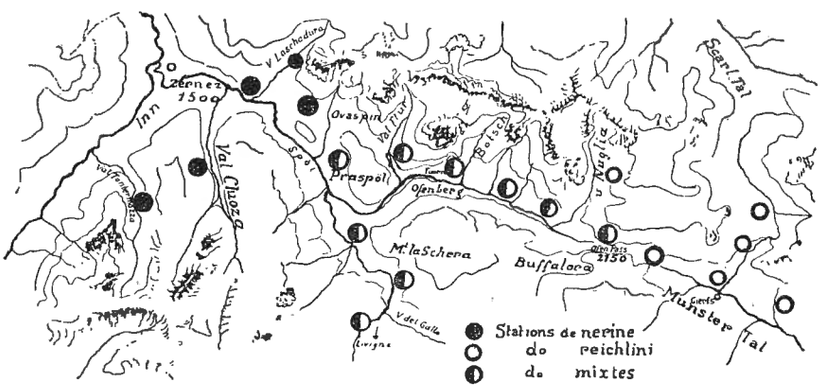


FIG. 5. — Zone de contact formée par la rencontre de deux races se déplaçant sur leur voie de communication. (Parc National Suisse.)

40 kilomètres et la vallée de l'Inn est un obstacle infranchissable, vu sa trop basse altitude (1,400 m.). Néanmoins, dans deux stations de la rive gauche se trouvent deux îlots de *pronoe*. Nous avons là l'exemple d'un *passage fortuit* dont est résultée la formation d'une population stable et autonome.

Toutefois, dans d'autres cas, le passage fortuit ne s'est pas réalisé. Ainsi les stations de *Maniola glacialis* Esp. et de sa race *alecto* Hb., au Parc National Suisse, qui sont toujours supérieures à 2,400 m., sont séparées par une vallée à 2,100 m. et distantes de 3 à 4 kilomètres à peine. Malgré cette faible distance, les deux races sont restées complètement séparées.

STATIONS VOISINES COMMUNIQUANT LIBREMENT

Enfin, il ne faut pas oublier les cas, extrêmement nombreux, où aucun obstacle n'existe pour entraver la réunion et le mélange des faunes.

Nous avons signalé les prairies qui se succèdent et qui permettent la formation d'aires continues sur de grandes distances. De même, certaines dispositions

topographiques de la région alpine sont propices à des rencontres. Ainsi une longue vallée, sans issues latérales, qui devient alors une voie de communication.

Un exemple en est fourni par la disposition de la vallée de l'Ofen, au Parc National Suisse, qui réunit deux régions (fig. 5 et 6). A l'Ouest de cette vallée se trouvent les stations de *Maniola nerine* Frr.; à l'Est, celles de sa race *reichlini* H. S. *Nerine* s'est déplacé vers l'Orient et *reichlini* vers l'Occident; il s'est ainsi formé une zone de contact, sur laquelle les stations sont mixtes et les unions se font librement. On concevra aisément d'autres exemples de même nature.

FIG. 6. — Voie de communication reliant les populations de *Maniola nerine* et de sa race *reichlini*, ainsi que d'autres populations. (Val Münster, frontière méridionale du Parc National Suisse.)

ROLE DE LA FLORE; SURPEUPLEMENT

La plupart des insectes sont dépendants, dans une mesure extrêmement étroite, de la végétation, qui joue aussi un rôle de premier plan dans la répartition des faunes. Et comme, en définitive, il arrive que l'Homme, dans ses exploitations agricoles et forestières, régisse parfois les conditions de la flore, l'intervention humaine peut devenir également un facteur à considérer. On sait d'ailleurs que dans le voisinage des villes, la faune a un aspect bien différent de ce qu'elle est en campagne. Mais on a peu de données sur le rôle des cultures comme modificateur de faunes.

En outre, se rattachant en une certaine mesure au rôle de la flore, le surpeuplement d'une station, qui provient d'un déséquilibre entre le nombre des

organismes et celui de leurs parasites, mais aussi de la luxuriance de la végétation, est un facteur puissant de migrations; de même la disparition, d'une localité, de la plante nourricière d'une espèce.

Un exemple frappant d'une migration de population de Lépidoptères en raison de l'action simultanée de ces deux facteurs, surpeuplement et disparition de la plante nourricière, a été observé durant plusieurs générations au Parc National Suisse avec *Zygaena exulans* Hochen (PICTET 16). Il faut savoir qu'au Parc National Suisse toute intervention humaine, agricole, forestière ou autre, a été supprimée depuis 1913; la nature y poursuit seule ses évolutions.

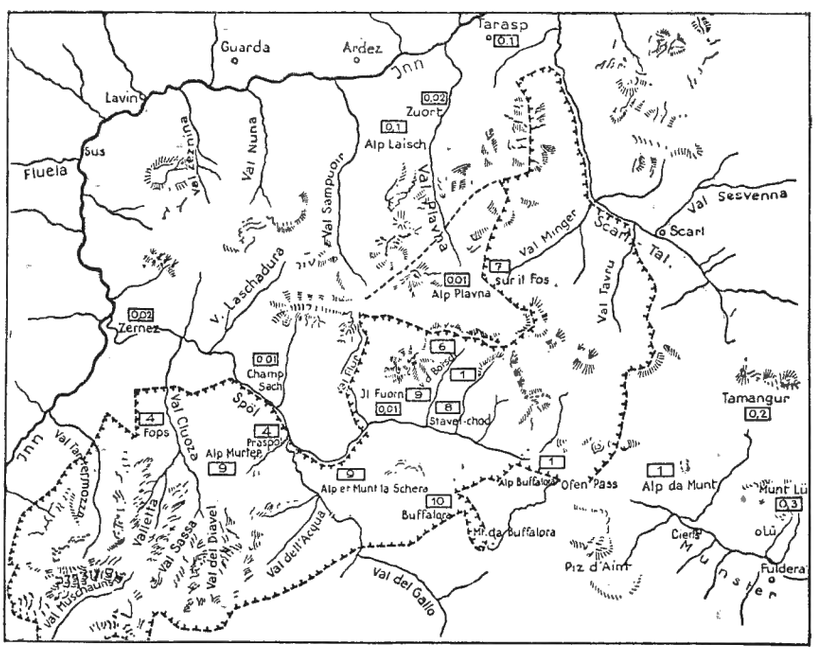


FIG. 7. — Concentration numérique de *Zygaena exulans* dans les prairies non exploitées du Parc National Suisse (cycle de luxuriance des prairies), comparativement aux prairies exploitées. (Moyennes des dénombrements d'individus sur des surfaces de 10 mètres de côté, dix individus comptés étant ramenés à l'unité.)

Les premiers résultats de la cessation de l'exploitation n'ont pas tardé à se faire sentir dans diverses directions sur l'équilibre des flores et des faunes, notamment dans la tenue des prairies. Celles-ci, n'étant plus fauchées ni pâturées, n'ont pas tardé à prendre l'aspect de la brousse. Dès les premières années de ce régime, en effet, les chaumes, restés debout, ont persisté sous cette forme jusqu'au printemps suivant; à la fonte des neiges, ont poussé au milieu de ces chaumes, avec une nouvelle génération de Graminées, diverses plantes sauvages que la faux, habituellement, empêche de croître. La prairie subit ainsi un premier cycle de transformation, se prolongeant quelques années, qui se traduit par *une luxuriance de végétation* (fig. 8).

Après quoi, les ouragans et la neige ayant couché cette épaissse végétation

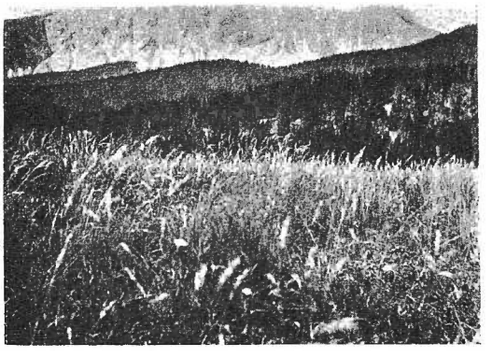


FIG. 8.
Premier cycle : luxuriance de végétation.

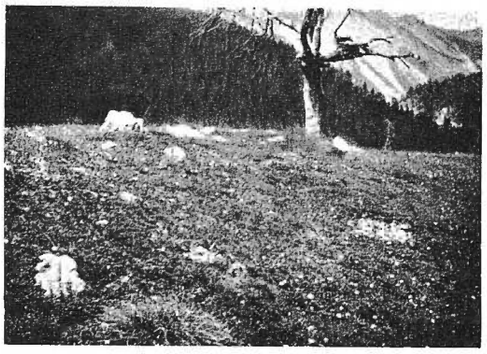


FIG. 11. — La prairie en partie désagrégée : disparition des Graminées et autres plantes établies au cycle de luxuriance.

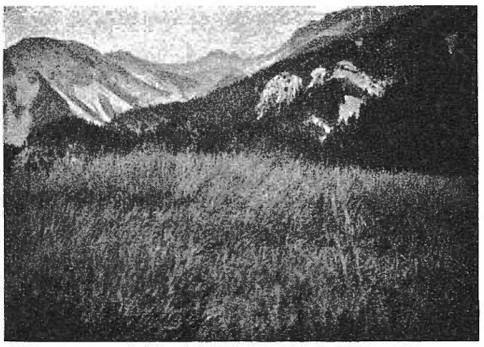


FIG. 9. — Les chaumes, qui ne sont plus fauchés ni pâturés, restent debout.

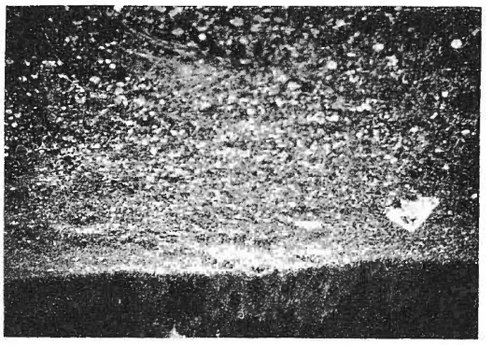


FIG. 12. — Cycle de reconstruction de la prairie sur de nouvelles bases, par apport de semences venant d'ailleurs : formation de nouvelles populations de Papillons et d'autres insectes.

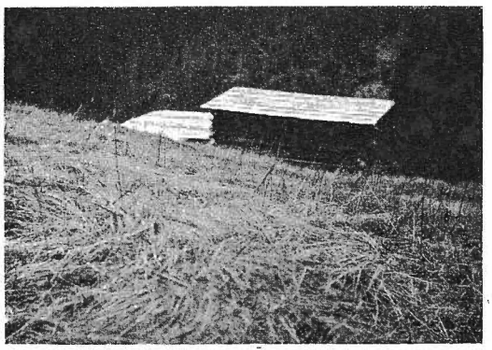


FIG. 10. — Feutre de chaumes recouvrant le sol : début du cycle de désagrégation de la prairie.

FIGURES 8 A 12.

TRANSFORMATIONS SUCCESSIVES D'UNE PRAIRIE NON EXPLOITÉE AU PARC NATIONAL SUISSE (VAL DA STAVELCHOD)

sur le sol, celui-ci se trouve, en définitive, couvert d'un feutre de chaume de plusieurs centimètres d'épaisseur, dont l'action est d'étouffer rapidement toute vie végétale sous-jacente. En sorte que ce feutre, après sa décomposition, laisse le sol presque complètement à nu. C'est le *cycle de désagrégation de la prairie* (fig. 9, 10 et 11).

Enfin, la prairie une fois dénudée, mais recouverte d'un bienfaisant humus, constitue un terrain propice à la germination de toutes semences pouvant être amenées du voisinage par le vent ou les Oiseaux. C'est le *cycle de reconstruction de la prairie sur de nouvelles bases* (fig. 12).

Bien entendu, les populations d'insectes de ces prairies subissent des modifications qui sont en relation avec ces trois cycles successifs. Voici ce que nous avons observé en ce qui concerne *Zygaena exulans* et d'autres espèces :

1. *Cycle de luxuriance de végétation* (1920-1923). — Augmentation considérable du nombre des *Z. exulans* sur les prairies du Parc National Suisse, comparativement à celles situées à ses confins et régulièrement exploitées. Nous dénombrons jusqu'à 24 individus par mètre carré (moyenne totale de 6 par mètre carré, contre 0.01 par mètre carré dans les prairies cultivées (fig. 7). Il convient de remarquer que le fauchage des foins se fait généralement à l'époque où *Zygaena exulans* vit comme chenille adulte, ce qui entraîne une forte mortalité. Au Parc National cette destruction faisant défaut, il faut voir là une des causes de l'augmentation du nombre des individus.

2. *Cycle de désagrégation* (1924-1927). — La plante nourricière de *Zygaena exulans* ayant été anéantie, l'espèce émigre dans une région voisine, où la plante nourricière est rare et où elle doit s'adapter à une plante inhabituelle; d'où élimination. Beaucoup d'autres insectes disparaissent également des prairies en désagrégation.

3. *Cycle de reconstruction* (1928-1932). — La plante nourricière de *Zygaena exulans* ne faisant pas partie de la nouvelle population végétale des prairies, l'espèce finit par disparaître de la localité. Par contre, la formation d'une nouvelle flore a permis l'établissement d'espèces qui n'existaient pas auparavant dans ces prairies : *Charaeas graminis* Steph., avec le retour des Graminées; *Nemeophila plantaginis* L. (forte augmentation numérique), avec la formation d'une colonie abondante de *Taraxacum*; *Malacosoma alpicola*, consécutivement à l'introduction du Plantain lancéolé alpestre, etc. Les deux premières années, en raison de l'absence des parasites spécifiques, les espèces nouvellement établies prennent un développement numérique considérable. (*M. alpicola*, jusqu'à dix nids de chenilles sur une surface de 10 mètres carrés, sur toute l'étendue de la prairie). Mais dans la suite, un équilibre normal se rétablit par l'arrivée des parasites.

Ajoutons que, durant le cycle de désagrégation, la plupart des insectes ayant disparu des prairies, il ne s'en trouve plus assez, au début du cycle suivant, pour le transport du pollen des nouvelles plantes, en sorte que certaines de celles-ci ne peuvent procréer, par exemple l'Edelweiss.

LE ROLE DE LA SELECTION

Ce petit exemple montre qu'il ne suffit pas que des individus pénètrent dans une nouvelle station pour qu'ils puissent nécessairement y faire souche. A côté des conditions topographiques qui contrôlent la génétique des populations, l'adaptation et la sélection qui en est le résultat, en sont également des agents de régularisation.

Au Parc National Suisse, les conditions d'adaptation et de sélection ont été dépendantes de circonstances spéciales. Toutefois, des phénomènes d'origine naturelle, même dans les régions qui sont sous la dépendance de la culture agricole, n'ont pas forcément des résultats différents de ceux que nous venons de signaler. Que ce soit par une cause fortuite ou par suite de conditions normales que les organismes se transportent dans une autre station, ils subissent les aléas de cette station de la même façon qu'au Parc National Suisse. Cela entraîne, dans un cas comme dans l'autre, le *besoin d'adaptation*, dès que le nouvel habitat présente un caractère différent.

Or, ce besoin d'adaptation entraîne des conséquences extrêmement variées, et si, dans bien des cas, les émigrants ne souffrent pas ou fort peu des conditions nouvelles, il faut reconnaître que, d'une façon générale, la migration dans une localité se traduit par une sélection dont les effets se font déjà sentir à la génération qui suit la migration, c'est-à-dire la génération hybride.

Le besoin d'adaptation est le frein qui conditionne la possibilité de création de nouvelles formes génétiques dans le cadre spécifique.

LE ROLE DE L'HYBRIDATION

Bien entendu, le résultat saillant de la pénétration d'une race dans une station où l'espèce est représentée par une autre race sera d'augmenter le taux de variabilité héréditaire de la population qui reçoit la race étrangère et d'en faire une *population hybridée*, pour peu que les deux races qui se mélangent soient de constitutions chromosomiques pouvant se combiner.

Par exemple, au Parc National Suisse, *Argynnis pales* est représenté par quatre génotypes: *pales* Schiff, *napaea* Hb., *arsilache* Esp. et *mediofasciata* Schul. Dans l'une des vallées en cul-de-sac nous n'avons rencontré, de 1920 à 1923, que les deux premières formes, à l'exclusion des deux autres; d'où population dimorphe. Mais, à partir de 1926, nous avons constaté la présence de *arsilache* et de *mediofasciata*, population devenue tétramorphe. Même observation pour d'autres espèces, population monomorphe devenue dimorphe.

Toutefois le mélange entre individus de deux races implique la notion de croisements, de formation d'hybrides, de ségrégation de caractères dans la descendance. Et c'est maintenant que nous entrevoyons un nouveau facteur du contrôle de la formation des populations : *les degrés de fertilité des hybrides et de viabilité de leur descendance.*

La question importante, dans le domaine qui nous occupe, ne réside pas seulement dans le degré de variabilité des populations sous l'effet des mélanges, mais beaucoup plus dans la *persistance d'une fertilité et d'une vitalité suffisantes* pour assurer la survie de la population nouvellement créée. S'il est hors de doute que ces deux éléments de survie sont à un taux normal dans la plupart des cas de races voisines se rencontrant librement et annuellement, il n'est pas certain qu'il en serait ainsi lorsque les deux races sont séparées par des conditions géographiques ayant motivé leur isolement depuis des temps anciens, à supposer qu'une cause fortuite en amena la réunion.

Disons encore que parmi les facteurs qui contrôlent la génétique des populations, le parasitisme peut intervenir pour une part, ainsi que le hasard.

RESUME DU CHAPITRE PREMIER

Les races génétiques qui sont amenées à se rencontrer dans une station s'y croisent et constituent des populations hybridées.

Ces populations s'établissent selon les règles mendéliennes, ainsi qu'il ressort des recherches faites en laboratoire.

Toutefois, à l'état naturel, la génétique de ces populations est sous le contrôle d'un certain nombre de facteurs d'ordre factoriel, géographique, topographique, biologique, floristique, auxquels s'ajoutent le parasitisme, le hasard et l'intervention humaine.

Dans le chapitre II, tout en précisant encore le rôle important joué par les localisations topographiques, nous analyserons, à la lumière de nos nouvelles recherches, les motifs essentiels du contrôle de la génétique des populations : les *degrés de fertilité des hybrides et de viabilité de leur descendance.*

CHAPITRE II

RECHERCHES DE ZOOGEOGRAPHIE EXPERIMENTALE

A. — LES MELANGES DE RACES DU POINT DE VUE DE L'HEREDITE DE LA VARIATION DES POPULATIONS (RESUME)

Nos recherches sur la variation des populations hybridées ayant été publiées par ailleurs (Pictet, 18), nous nous bornerons à en résumer les principaux résultats.

La composition des populations peut subir deux sortes de modifications, suivant qu'elles se trouvent dans une station ouverte ou dans une station close. Dans le premier cas il y a instabilité et l'on ne peut guère établir de règles. Dans le second cas il y a stabilité; les populations restent constantes en raison de leur isolement.

Cependant, malgré les fermetures topographiques, certaines possibilités de pénétration d'éléments étrangers peuvent se produire; nous en avons enregistré plusieurs au Parc National Suisse. Les populations qui reçoivent ces éléments se modifient alors selon des règles positives qui sont les suivantes :

Les races génétiques qui pénètrent dans une station déjà habitée par une autre race augmentent le taux de variabilité de la population dans laquelle se fait l'immigration.

L'hybride qui résulte de la rencontre de ces deux races peut être phénotypiquement semblable à l'une d'elles. Dans ce cas la population devient dimorphe : 1° la race dominante et l'hybride qui lui est semblable; 2° la race récessive. Si nous désignons par RR et *rr* les deux races en mélange, et que ce soit R qui vienne dans la station de *r*, la population sera composée, la première année, des individus de (RR, R*r*) et de *rr* dans des proportions quelconques; la seconde année (les Lépidoptères étudiés ont une génération annuelle) apparaîtra une plus forte proportion des homozygotes. Au bout de quelques années, la population finit par s'établir selon les proportions mendéliennes monohybrides, soit 3 (RR, R*r*) : 1 *rr*. Ce cas a été réalisé au Parc National Suisse par *Maniola nerine-reichlini*, contrôlé par statistiques numériques sur le terrain durant plusieurs années; par *Nemeophila plantaginis*, contrôlé par des croisements, et par *Lasiocampa quercus*, également contrôlé expérimentalement (Pictet 15, 17 et 21). Dans ces cas il n'y a pas création d'une nouvelle forme dans le cadre de l'espèce.

Mais l'hybride peut revêtir des caractères différents de ceux des deux races dont il provient. Dans ce cas, il y a formation, dès la première immigration, d'une population trimorphe, RR, R*r* et *rr*; il y a création d'une nouvelle forme constante, R*r*, qui restera indéfiniment sous sa forme hétérozygote. La population s'établit également selon les proportions mendéliennes. Cela ressort de nos recherches de croisement avec la race tyrolienne de *Nemeophila plantaginis*. Cas également réalisé par *Maniola gorge-triopes-fuorni* (Pictet 20).

Lorsque les deux races en mélange diffèrent, chacune, par deux couples de caractères; leur rencontre, après deux années, crée une population tétramorphe. Ainsi *Argynnis pales* et sa race *napaea* étaient isolées respectivement en populations monomorphes; leur rencontre dans l'une des vallées en cul-de-sac y a produit deux génovariations : *arsilache* et *mediofasciata*, qui n'y étaient pas avant la rencontre. Même résultat consécutif à la rénion de *Maniola cassiope* et de sa race *valesiaca*, qui ont produit, en outre d'elles-mêmes, deux génovariations: *nelamus* et *mnemon*, qui n'étaient pas présentes auparavant dans la localité.

Il est intéressant de noter que parmi les espèces que nous avons étudiées, l'immigré appartient toujours à la race dominante (1). C'est en conséquence la race émigrante (dominante) qui devient l'hétérozygote, porteur des facteurs d'hérédité des deux autres génotypes dont il provient.

(1) Nous ignorons si ce principe est général.

Nous avons dit qu'à la suite des mélanges, les populations s'établissent selon les proportions mendéliennes. Il convient toutefois de préciser que c'est selon des *proportions mendéliennes modifiées en raison de la localisation topographique et en raison du fait que la pénétration de l'hybride se renouvelle chaque année.*

L'hétérozygote pénètre donc dans une population déjà établie, composée de RR, *rr* et R*r*; il y apporte ainsi, chaque année, son unité en supplément. En sorte que, en définitive, l'état de composition de la population s'établira comme suit :

	RR	*rr*	R*r*
Population de fond, déjà établie	1	1	2
Pénétration d'immigrés annuels hétérozygotes, soit F_1 du croisement RR × *rr*	0	0	4
Population globale...	1	1	6

c'est-à-dire, si R*r* est phénotypiquement semblable à RR, la proportion de 7(RR, R*r*) : 1 *rr*.

Or, nous avons pu contrôler cette proportion de 7 : 1, chaque année, dans trois stations closes, pour trois espèces. Dans le cas de *Maniola nerine*, nos dénombrements d'individus ont établi que les proportions numériques des populations mixtes étaient de 7 *nerine* : 1 *reichlini*.

Au Parc National Suisse, nous avons encore identifié un cas de mélange particulier, dont les résultats présentent quelque différence avec les précédents. RR est localisé à 1,700 m., *rr* à 2.700 m.; leur rencontre est impossible; seulement, elle a dû s'opérer au moins une fois fortuitement, à en juger par la présence de leur hybride en station constante à 2,200 m.; RR et *rr* ne sont pas viables à 2,200 m. En sorte qu'il ne se crée pas de cette façon une population mixte, mais trois populations monomorphes séparées qui restent localisées à leur altitude respective. C'est le cas de la race hybride tyrolienne de *Nemeophila plantaginis*, au sujet de laquelle nous reviendrons.

Les races en mélange n'ayant pas toujours la même aptitude d'élévation par le vol, il en résulte qu'elles ont tendance, après leur mélange, à se localiser à des altitudes différentes de la même station. Dans l'ensemble des espèces étudiées, nous avons remarqué que c'est l'hybride qui s'élève le plus aisément vers les sommets.

Actuellement, nous étudions un autre cas de transformation de populations par l'immigration d'un hétérozygote dans une station où se trouve déjà un autre hétérozygote.

L'hybride tyrolien de *Nemeophila plantaginis*, dont nous avons déjà parlé (et que nous avons dû désigner par A*a*, parce que cette forme n'est pas cataloguée dans la systématique), est établi en permanence dans l'une des vallées en cul-de-sac, où il forme une *population monohybride*. Il y a quatre ans, nous avons constaté la pénétration dans cette vallée d'une autre race monohybride de cette espèce, que nous désignons, pour la même raison, par B*b* et dont l'habitat se trouve dans une région quelque peu distante, où il forme également une popu-

lation monohybride. Évidemment, la rencontre de ces deux monohybrides doit créer un dihybride et augmenter le nombre des formes composant la nouvelle population, par production de nouveaux types de ségrégation. Jusqu'à présent, les résultats de nos croisements, ainsi que nos dénombrements d'individus dans la vallée de rencontre, tendent à confirmer cette création d'un dihybride par la rencontre de deux monohybrides, et ses conséquences pour l'augmentation des formes de la population (1).

B. — LES MELANGES DE RACES DU POINT DE VUE DES DEGRES DE FERTILITE ET DE VIABILITE DES POPULATIONS

Situation géographique des régions dont les populations ont servi de base à ces travaux.

Un certain nombre de races de Papillons de régions fort différentes (îles, pays divers, plaine, montagne, Alpes, etc.) ont été utilisées pour ces recherches. Voici la définition et la situation géographique de ces régions.

Localités de *Nemeophila plantaginis* L.

Ce Papillon est très répandu dans les Alpes et le Jura suisses, où il est représenté par des races constantes et bien différenciées. Nous avons déterminé la constitution génétique de ces races dans six localités différentes :

I. — La Faucille (Jura gessien), aux environs de Genève, alt. 1.250 m. L'espèce y est représentée par une forte race, aux couleurs vives, constante, ainsi qu'en témoigne son élevage durant trois générations. (Pl. I, fig. 1.)

II. — Les Pitons (mont Salève, Haute-Savoie), aux environs de Genève, alt. 1.300 m. L'espèce y est représentée par une autre race, un peu différente de la précérente, également constante. (Pl. I, fig. 2.)

III. — Jöriflesspass (massif de la Fluela, versant *rive gauche* de la vallée de l'Inn, canton des Grisons, Suisse orientale), alt. 2.400 m. Race particulière, constante. (Pl. I, fig. 3.)

IV. — Parc National Suisse (Engadine, canton des Grisons, versant *rive droite* de la vallée de l'Inn). Trois stations locales : Tamangur, 1.900 m., val del Botsch, 2.000 m., val da Stavelschod, 2.100 m. L'espèce y est représentée par la race particulière du P.N.S., race d'origine méridionale. (Pl. I, fig. 4.)

V. — Cierfs (vallée de Münster, versant méridional des Grisons, conduisant au Tyrol méridional, Haut-Adige). Race constante homozygote (Pictet, 13), dont l'altitude de vol ne dépasse pas 1.700 m. (Pl. I, fig. 5.)

VI. — Hautes altitudes de la région du P.N.S., 2.500-2.700 m. Petite race homozygote récessive par rapport à la précédente, à fond et dessins décolorés (race nouvelle pour la systématique). (Pl. I, fig. 7.)

---

(1) Delcourt (3) a fait une étude très approfondie de l'éthologie et de la morphologie comparées de la Notonecte dans divers habitats. Il est intéressant de comparer ses résultats avec les nôtres; on remarquera certaines analogies.

I est séparé de II par la plaine genevoise, environ 35 kilomètres, où l'espèce n'existe pas = communication impossible.

I et II sont séparés de III, IV, V et VI par toute la plaine et le plateau suisses, où l'espèce n'existe pas, et par les Alpes; distance 350 à 400 kilomètres = communication impossible.

III est séparé de IV, V et VI, qui sont des stations alpines de hautes altitudes (2.000-2.400 m.), par la vallée de l'Inn; cette rivière coule dans cette région à 1.400 m., donc barrage d'altitude en profondeur; distance : environ une cinquantaine de kilomètres. Ces conditions de séparation rendent très problématiques les possibilités de réunion [1].

Entre les trois stations locales du Parc National Suisse la communication naturelle est relativement facile.

Entre IV (altitude moyenne 2.000 m.) et V (1.700 m.) la distance à vol d'oiseau est d'environ 30 kilomètres; mais ces deux localités sont séparées par un barrage d'altitude à 2.200 m., que les individus de V ne peuvent franchir. La liaison entre IV et V se fait par l'intermédiaire d'un hybride. (Pl. I, fig. 6.)

VI comporte une petite race localisée dans les culs-de-sac à 2.500-2.700 m., d'où elle ne peut descendre. Une rencontre fortuite entre des individus de V et VI a permis la constitution de cet hybride.

Localités de *Lasiocampa quercus* L.

VII. — *Lasiocampa quercus* type, de plaine, Europe centrale.

VIII. — Race *spartii* Hbn, plaines de la France septentrionale et de l'Allemagne. (Pl. II, fig. 2.)

IX. — Race *sicula* Stger, Sicile. (Pl. II, fig. 1.)

X. — Race *callunae* Palm, Écosse. (Pl. II, fig. 3.)

XI. — Races *alpina* Frey, Alpes suisses d'altitudes moyenne et supérieure. (Pl. II, fig. 4.)

Entre VII et VIII, la réunion est relativement possible; entre VII, VIII, IX et X, réunion absolument impossible; entre VII et XI, réunion difficile, pouvant se faire fortuitement par hybridation.

Localités de *Lymantria dispar* L.

XII. — *L. dispar* type de plaine, Genève.

XIII. — Race *disparoides* Gilm, Isérables, Valais.

XIV. — Diverses espèces (Rhopalocères, Hétérocères) du Parc National Suisse, dans des stations voisines pouvant communiquer.

XV. — En complément, un croisement interspécifique de Cobayes (Pl. III) :
Cavia aperea d'Az, de la République argentine,
Cavia cobaya Marcg, d'Europe

Réunion absolument impossible par les voies naturelles.

---

[1] *N. plantaginis* se rencontre bien dans les prairies qui bordent la vallée de l'Inn, mais sous forme d'une *race de printemps* volant en mai-début de juin. Tandis que les races de Jöriflesspass et du Parc National volent en août et septembre. A supposer qu'un passage se fît ou se fût fait entre III et IV, ce serait donc en août ou septembre. Or, à

Les races d'un ensemble de localités diverses ont donc servi de matériel de recherches. Entre les unes et les autres, suivant les localités qu'elles occupent, la communication est facile, problématique ou impossible. Nous avons croisé ces différentes races entre elles; dans les cas de réunion problématique ou impossible, ces croisements nous renseignent sur ce que deviendrait la descendance si la réunion s'était produite fortuitement. Dans les cas de réunion facile, ils nous renseignent sur les mélanges de faunes dans des stations closes.

Il eût été certes préférable d'analyser les chiffres obtenus en les groupant suivant les degrés de difficulté qui se présentent dans la liaison d'une station avec une autre. Cependant, les conditions de rapprochement étant très variables suivant les cas, cette étude doit être faite comparativement, selon les espèces.

Nemeophila plantaginis L.

(Tableau 1 et planche I.)

Les races de cette espèce présentent des caractères du pigment assez bien définis suivant les diverses localités, mais aucun nom n'a été proposé dans la systématique pour les reconnaître. On y connaît bien quelques variantes, par exemple : *hospita* Schiff, *bicolor* Rätz, *matronalis* Frr., *elegans* Rätz, etc., qui caractérisent certaines somations de couleurs et de nuances qui se retrouvent indifféremment chez toutes les races. Tandis que les caractères qui marquent des différences raciales constantes sont des caractères du dessin, dont il n'a pas été beaucoup tenu compte. Aussi sommes-nous obligé de désigner les six races de *N. plantiginis* ayant servi à ces recherches par le numéro d'ordre de leur localité.

Le tableau 1 marque les degrés de fertilité et de vitalité dans chaque croisement par le calcul du nombre d'œufs (fécondés; non fécondés) et le nombre de Papillons (♂ et ♀) éclos. Les élevages ont tous eu lieu dans la même ambiance de laboratoire. La génération de début de chaque essai provient d'œufs pondus par des femelles trouvées, pondeuses, à l'état naturel. Ces pontes ne sont pas complètes; aussi ne doit-on pas en tenir compte pour la détermination du degré de fertilité, et l'on ne connaît pas le Papillon qui en est le père (1). Pour les générations suivantes, des couples appropriés sont choisis dont l'union se fait en laboratoire.

---

cette époque l'espèce n'existe pas, sous forme de Papillons, dans la vallée de l'Inn. Cela exclut la possibilité d'un passage en plusieurs générations au travers de la plaine de l'Inn et n'autorise que le passage direct par le vol d'un sommet du versant gauche à un sommet du versant droit.

(1) Lorsqu'il est trouvé un couple en copulation, à l'état naturel, cela ne veut pas forcément dire que le mâle soit le père. Nous avons, en effet, observé que des femelles déjà fécondées se laissaient couvrir par un second mâle, dont le sperme, bien entendu, ne pouvait avoir d'effet.

TABLEAU 1. — Degrés de fertilité et de vitalité de races géographiques de « Nemeophila plantaginis » L.

STATIONS	Accouplement.	Nombre d'œufs pondus.	Fécondés.	Proportion de non fécondés en %	Nombre de papillons.	♂	♀	Proportion sexuelle. ♂	Proportion sexuelle. ♀	Proportion de survie en %	*Observations.*
Communication facile :											
I × I ♀ pondeuse.	—	46	—	—	24	11	13	1	1.18	52.17	
I × I deuxième génération . . .	Constaté.	327	324	0.92	170	84	86	1	1,02	52 50	
II × II ♀ pondeuse.	—	22	—	—	17	8	9	1	1.12	77.30	
II × II deuxième génération . .	Constaté.	379	375	1.10	190	99	91	1	0.92	50.66	
III × III ♀ pondeuse.	—	49	49	0	18	9	9	1	1	51.02	
IV × IV ♀ pondeuse.	—	13	13	0	9	5	4	1	0.80	69.23	
V × V première génération . .	Pas constaté.	294	291	1.70	179	85	94	1	1,10	74.89	
Communication difficile :											
IV × IV héteroz ♀ pondeuse . .	—	144	140	2.78	53	25	28	1	1.12	38	
IV × IV id. id. . .	—	59	59	0	22	9	13	1	1.44	37.29	
IV × IV id. id. . .	—	195	193	1.03	61	29	32	1	1.10	31.60	
IV × IV id. id. . .	—	43	43	0	9	3	6	1	2	20.93	
IV × V première génération . . .	Constaté.	321	318	0.93	127	40	87	1	2.2	39.80	
Communication impossible :											
III × IV première génération . . .	Pas constaté.	380	255	33	13	4	9	1	2,2	5.09	
III × IV deuxième id. . . .	Constaté.	216	98	54,65	0	—	—	—	—	0	Œufs fécondés tous avortés.
III × IV première id. . . *a*	Constaté.	385	322	16.55	13	4	9	1	2.2	3.37	♂ et ♀ inaptes à l'accouplement.
III × IV première id. . . *b*	Constaté.	437	227	48.06	0	—	—	—	—	0	Chenilles meurent à la 1ère mue.
III × IV première id. . . c	Constaté.	171	0	100	0	—	—	—	—	0	
I × III première id. . . *a*	Pas constaté.	317	97	69.40	6	0	6	—	100 %	2.72	6 ♀ inaptes à l'accouplement.
I × III première id. . . *b*	Constaté.	122	64	47.55	0	—	—	—	—	0	Œufs fécondés tous avortés.
I × IV première id. . . *a*	Constaté.	95	0	100	0	—	—	—	—	0	
I × IV première id. . . *b*	Constaté.	88	0	100	0	—	—	—	—	0	
I × IV hybride F_1	Constaté.	122	121	0.82	98	0	98	—	100 %	80.32	

Nous grouperons les chiffres comme suit en ce qui concerne les *degrés de fertilité* marqués par le nombre d'œufs pondus, fécondés et non fécondés.

Degrés de fertilité de N. plantaginis.

Croisements de races de mêmes stations.			Croisements de races de stations éloignées.		
Races	nombre d'œufs (moyennes).	Proportion d'œufs non fécondés.	Races	nombre d'œufs (moyennes).	Proportion d'œufs non fécondés.
I × I	327	0.92 %	I × III	219	58.47 %
II × II	379	1.32 %	I × IV	92	100 %
III × III	—	—	III × IV	318	0.93 %
IV × IV	365	1.90 %	IV × V	321	33 %
V × V	294	1.70 %		—	—

Les individus appartenant à une même station et unis entre eux en laboratoire (première colonne) possèdent le degré de fertilité le plus élevé et la plus faible proportion d'œufs non fécondés.

Entre les stations IV et V, c'est un hybride qui, à l'état naturel, sert de liaison; malgré la séparation topographique, cet hybride, en laboratoire, fait preuve d'une fertilité normale en ce qui concerne le nombre d'œufs pondus et fécondés.

III n'est séparé de IV que par la vallée de l'Inn : réunion problématique à l'état naturel. Les croisements en captivité donnent alors une ponte normale, mais le taux d'œufs non fécondés est fort élevé.

Pour ce qui est des individus de localités dont la réunion est totalement impossible à l'état naturel (I × III et I × IV), l'union en laboratoire marque une infertilité élevée, notamment I × IV, qui s'avère comme absolument stérile.

La proportion d'œufs non fécondés augmente donc en raison directe des difficultés ou des impossibilités de rencontre à l'état naturel.

Pour ce qui est du *degré de vitalité*, il est déterminé par le nombre de Papillons éclos par rapport aux nombre d'œufs fécondés.

Il faut d'abord remarquer que l'union en laboratoire de races vivant dans la même station cause déjà un certain déchet dans le nombre des Papillons. Ce déchet a deux origines : 1° les conditions d'élevage en plaine d'individus des hautes altitudes; 2° les aléas forcés inhérents à une hibernation larvaire en conditions artificielles. Nous voyons ainsi que la survie normale de ces races en capti-

vité n'est que de 50 à 70 %. C'est, en conséquence, sur ces chiffres qu'il faut baser les comparaisons.

Degrés de vitalité de N. plantaginis.

Croisements de races de mêmes stations.		Croisements de races de stations éloignées.	
Races	Survie à l'état de papillon (moyennes).	Races	Survie à l'état de papillon (moyennes).
I × I.	52.33 %	I × III	2.72 %
II × II.	63.98 %	I × III	0
III × III.	51.02 %	I × IV	0
IV × IV.	69.23 %	III × IV (1)	2.55 %
V × V.	74.89 %	III × IV (2)	1.12 %
		III × IV (3)	0
		IV × IV hétéro. . .	31 95 %
		IV × V	36.45 %

Les individus appartenant à une même station et unis entre eux ont une descendance qui témoigne de la plus forte survie.

Dans les stations IV, les populations sont hybridées en raison de la pénétration de l'hybride tyrolien; on constate que les croisements IV × IV dénotent une diminution de survie d'environ 50 % sur le taux des homozygotes dans ces mêmes stations. Ces populations hybridées de *N. plantaginis* existent actuellement à l'état constant dans certaines vallées du Parc National Suisse. D'après le calcul de leur vitalité il est donc à prévoir qu'elles ne subsisteront pas, à moins que l'arrivée de l'hybride du dehors ne se renouvelle périodiquement, ce qui semble être le cas.

Dans les cas de séparation relative (IV × V), on peut enregistrer une diminution globale de la moitié des individus comparativement aux races parentales dans leurs stations respectives. Si donc, dans ce cas, une rencontre fortuite s'était produite entre IV et V, la descendance qui en serait résultée aurait eu peu de chances de faire souche de façon durable.

Quant à un transport fortuit de I et II dans les stations III et IV (séparation absolue), il est hors de doute que si cette réunion fortuite se réalisait, bien qu'elle se traduirait d'emblée par une ponte d'une certaine valeur, la descendance en serait absolument nulle dès la première génération : degré de vitalité égal à 0 dans trois cas, à 2.72 % dans un cas où les œufs fécondés ont avorté.

On remarquera que les rares Papillons survivants, dans ces cas, sont des sujets malingres, inféconds, généralement inaptes à l'accouplement, ainsi que le démontrent les essais faits pour accoupler les six uniques femelles, avec des mâles étrangers.

Les stations III (2,400 m.) et IV (2,200 m.) ne sont séparées que par la vallée de l'Inn, qui coule en ces régions à 1,400 m. La séparation est d'environ 30 kilomètres. Il semblerait que cette distance ne dût pas être un obstacle; il faut croire, au contraire, que c'en est un d'une certaine importance, à en juger par le faible degré de vitalité, qui tombe à 3.37 % dans un cas, à 0 dans deux cas. Ce degré de vitalité est, en effet, semblable à celui qui provient des unions entre races de localités à réunion impossible.

De même que pour la fertilité, *le degré de vitalité diminue en raison directe des possibilités de rencontre à l'état naturel.*

La *proportion sexuelle* subit des fluctuations suivant les races et les localités. (Voir le tableau 1.)

Dans tous les cas d'union entre races de mêmes stations, la proportion sexuelle, dans la descendance, est normale (1 : 1 réalisé ou très proche). Dans le cas des hétérozygotes localisés, le nombre des femelles a tendance à augmenter jusqu'à 1 ♂ : 2 ♀, et 1 ♂ : 2.2 ♀.

Également augmentation du nombre des femelles dans les cas où les deux races appartiennent à deux stations dont la réunion est problématique (1 ♂ : 2.2 ♀).

Quant aux races de stations dont la réunion est totalement impossible, une fois croisées en laboratoire, leur descendance à l'état de Papillons est nulle, sauf dans un cas qui n'a produit que six femelles, infécondes.

Le croisement V × VI (constitution de l'hybride) sera analysé plus loin; dans un cas, la descendance de cet hybride a donné 0 ♂ : 98 ♀.

En conséquence, *le nombre de femelles a tendance à augmenter à mesure que diminuent les possibilités de rencontre.*

Lasiocampa quercus L.

(Tableau 2 et planche II.)

Les expériences avec cette espèce ont été faites de 1905 à 1912 et ont surtout porté sur l'étude de la variation héréditaire. Les chiffres que nous avons notés ne donnent pas d'indication sur le taux de fécondation des œufs; le degré de fertilité est marqué par la survie larvaire et le degré de vitalité, par le nombre de Papillons éclos.

Nous avons utilisé comme base de ces recherches trois pontes de *Lasiocampa quercus* L., type de plaine, des environs de Genève. Les recherches avec la race *spartii* Hbn., de l'Allemagne septentrionale, ont débuté par un envoi de chenilles provenant d'Allemagne, desquelles nous avons obtenu quatre générations.

Les élevages des races *callunae* Palm. (Écosse) et *sicula* Stgr. (Sicile) ont également débuté par des envois de chenilles de la part d'un éleveur résidant en Allemagne, qui nous a assuré que les parents venaient bien d'Écosse et de Sicile. Les ancêtres de ces Papillons ne nous sont pas connus; toutefois, l'éle-

TABLEAU 2. — Degrés de fertilité et de vitalité de races géographiques de « Lasiocampa quercus » L.

RACES	Nombre d'œufs.	Nombre de chenilles.	Survie larvaire en %	Nombre de cocons.	Survie à l'état de cocon.	Nombre de papillons.	♂	♀	Proportion sexuelle. ♂	Proportion sexuelle. ♀	Survie à l'état de papillon en %	*Observations.*
Communication facile :												
Quercus × Quercus . . . . . *a.*	182	—	—	—	—	102	50	52	1	1.04	56.04	
b.	285	201	70.52	—	—	179	86	93		1.07	62.71	
c.	138	—	—	—	—	69	34	35	1	1.03	50	
Spartii (Allemagne), génér. de début.	—	38	—	—	—	32	17	15	1	0.88	84.21	
Spartii × Spartii, 1re génération. .	138	111	80.43	95	68.83	70	35	35	1	1	50.72	
Id. 2e génération . .	285	—	—	220	77.18	170	82	88	1	1.07	59.65	
Spartii × Quercus. 1re génération .	152	131	86.12	108	71.71	88	48	40	1	0.83	57.88	
Id. 2e génération .	106	—	—	—	—	75	41	34	1	0.83	70.75	
Callunae (Écosse), génér. de début.	—	100	—	—	—	67	—	—	—	—	67	
Callunae × Callunae, 1re génération.	162	135	83.33	—	—	129	69	60	1	0.91	79.01	
Id. 2e génération.	143	121	84.60	—	—	111	52	59	1	1.13	72.88	
Sicula (Sicile), génération de début.	—	50	—	—	—	21	10	11	1	1.10	44	
Sicula × Sicula, 1re génération . .	170	110	64.70	—	—	107	49	58	1	1.19	62.94	
Communication impossible :												
Sircula × Spartii, 1er essai	122	5	4.09	2	—	2	1	1	1	1	1.63	Stériles. Les Papillons présentent une forte dégénérescence pigmentaire.
Callunae × Spartii, 1er essai . . .	143	8	5.59	1	—	0	—	—	—	—	0	
Id. 2e essai . . .	163	5	3,06	4	—	3	2	1	—	—	1.84	Idem.

vage de ces deux races durant deux et plusieurs générations a montré que c'étaient bien des races constantes.

Les croisements *spartii* × *quercus*, *callunae* × *spartii* et *sicula* × *spartii* ont été pratiqués avec les descendants des deuxième et troisième générations de ces envois.

Les degrés de *fertilité* et de *vitalité* dans la descendance des *L. quercus* et de ses races sont indiqués au tableau **2**. Ils ont été déterminés par la production des œufs, la survie larvaire et la survie à l'état de Papillons. Nous les résumons comme suit :

Degrés de fertilité et de vitalité de Lasiocampa quercus L.

Croisements de races de même localité (moyennes).				Croisements de races de localités dont la réunion est impossible (moyennes).			
Races	Œufs.	Survie larvaire.	Survie à l'état de papillon.	Races	Œufs.	Survie larvaire.	Survie à l'état de papillon.
Quercus × quercus .	201	70.52 %	56.25 %				
Spartii × spartii. .	211	80.43 %	55.18 %	callunæ × spartii *a*.	143	5.59 %	0
Callunæ × callunæ.	152	83.96 %	72.91 %	callunæ × spartii *b*.	163	3.06 %	1.84 %
Sicula × sicula. .	170	64.70 %	62.94 %	sicula × spartii . .	122	4.09 %	1.63 %
Spartii × quercus.	129	86.12 %	64.31 %				

Les degrés de fertilité et de vitalité sont normaux et assez semblables les uns aux autres, dans la descendance des *quercus* type et de ses races *spartii*, *callunae*, *sicula*, individuellement ou dans leurs croisements entre elles.

Il faut retenir que, de même que pour *N. plantaginis*, leur élevage amène un certain pourcentage de déchet larvaire et de Papillons, dû aux conditions d'hibernation en milieu artificiel.

Les croisements *quercus* × *spartii* ont une descendance qui fait preuve d'une fertilité et d'une vitalité à peu près semblables (légèrement supérieures en raison de l'hybridation) à celles des *quercus* et des *spartii* en *inbreeding*. La répartition géographique de l'espèce et de sa race permet la possibilité d'une rencontre entre elles à l'état naturel. Aussi voyons-nous que leurs croisements en laboratoire accusent une fertilité et une vitalité normales.

Par contre, une rencontre, à l'état naturel, entre *spartii* (Allemagne) et *callunae* (Écosse), d'une part, et entre *spartii* et *sicula* (Sicile), d'autre part, est totalement impossible. Aussi les croisements *callunae* × *spartii* et *sicula* × *spartii*

accusent-ils une diminution de vitalité extraordinaire. Le degré de fertilité calculé par la production des œufs n'est toutefois pas amoindri, comparativement à celui des races parentales. Dans ces croisements les parents conservent un pouvoir de ponte et de fécondation normal. Mais c'est le degré de survie larvaire et de survie à l'état de Papillons qui tombe à un taux si minime (aucun Papillon né dans un cas), *qu'aucune chance ne subsisterait de perpétuer la descendance dans les cas où une rencontre fortuite aurait mis ces races en présence.*

Les trois hybrides *callunae* × *spartii* et les deux hybrides *sicula* × *spartii* (pl. II, fig. 5 et 6) que nous avons réussi à obtenir se sont fait remarquer par une dégénérescence pigmentaire très accusée, présentant une large surface des ailes complètement transparente, transparence provenant de l'absence de pigment dans les écailles, associée à une déformation de celles-ci. En outre, un accouplement réalisé entre ces hybrides a montré qu'ils étaient tous deux absolument stériles. Les femelles ont bien pondu quelques œufs, mais qui n'ont pas tardé à se dessécher et à se déformer, comme c'est le cas de toutes les pontes non fécondées.

L'infécondité des hybrides est donc un autre obstacle à la procréation de la descendance au cas d'une rencontre fortuite entre des races de localités si éloignées.

La *proportion sexuelle* est normale dans la descendance de chacune de ces races prises isolément et dans les unions *quercus* × *spartii*. Les croisements de *spartii* avec *callunae* et *sicula* ont produit trop peu de Papillons pour permettre la détermination de la proportion sexuelle.

Nous voyons, par ce qui précède, que la vitalité de « *L. quercus* » *diminue dans les croisements entre races de localités éloignées, mais reste normale dans les croisements entre races de mêmes localités ou de localités pouvant communiquer.* En outre, les *hybrides de races de localités totalement séparées sont inféconds.* Page 263, nous arrivons à ces mêmes conclusions dans des recherches avec les races alpines de *L. quercus*.

Lymantria dispar L.

Le cas observé avec *Lymantria dispar* est d'autant plus intéressant qu'il s'est précisément rencontré à l'état naturel (Pictet 12).

L. dispar est un Papillon plus spécialement de plaine dont la nourriture consiste en divers arbres à feuilles, dont en particulier le Chêne. En 1907, A. Barbey (1) a signalé la présence de l'espèce à Isérables (Valais), à 1,200 mètres d'altitude, sur les arbres d'une forêt de Mélèzes. Les Papillons, sous l'effet du changement de régime alimentaire, avaient passablement modifié leur pigmentation et pris l'aspect de la forme *disparoides* Gilm.

Une population, formée par le transport fortuit d'individus de la plaine à Isérables, s'est donc établie sur l'essence la plus répandue à cette altitude, le Mélèze; elle y a fait souche pendant trois à quatre ans, y est devenue extraordi-

nairement nombreuse, en raison du fait que les parasites régularisateurs de l'équilibre numérique n'existaient pas dans la région, puis s'est éteinte graduellement par affaiblissement de la race, devenue vaisemblablement inapte à la résistance aux maladies infectieuses. A. BARBEY avait, en effet, constaté des quantités énormes de cadavres de chenilles suspendues aux branchages.

N'ayant pu faire une étude biologique d'individus pris à Isérables même, nous avons élevé des sujets de Genève avec du Mélèze et du Sapin, en vue de constituer artificiellement une population comparable à celle de la montagne. L'adaptation à ces Conifères s'est traduite par une sélection d'environ 50 % à la première génération, qui est tombée à 20-25 % à la génération suivante. Les Papillons issus de ces chenilles, sous l'action du changement de régime alimentaire, appartiennent nettement à la forme *disparoides* Gilm, la même que celle d'Isérables; cette forme est donc une somation.

Deux séries de recherches avec le Mélèze et le Sapin ont été pratiquées : une série témoin dans les conditions normales de plaine et une série qui fut soumise à une imitation aussi proche que possible des conditions de la montagne, abstraction faite, bien entendu, de la différence de pression atmosphérique.

L'élevage avec les Résineux a ceci de particulier qu'il se traduit par des irrégularités dans la durée des divers stades de développement ontogénique. Normalement, les œufs d'une même ponte éclosent tous le même jour, en juillet, en sorte que les Papillons apparaissent, l'année suivante, à peu près en même temps; tandis que l'effet du changement de régime alimentaire se porte sur le développement embryonnaire de la génération suivante et provoque la répartition de l'éclosion des œufs sur une longue période, pouvant atteindre deux mois. En sorte que les dernières chenilles ont un retard assez grand sur les premières.

Le lot témoin avait donc été formé avec les premières chenilles écloses, le lot devant être soumis aux conditions de la montagne, avec les dernières, et comme celles-ci, grâce à leur retard, se trouvèrent évoluer en automne, il fut facile de les soumettre à des conditions d'abaissement de température et d'humidité que n'eurent pas à supporter les premières. Cette différence d'ambiance entre les deux séries devait nous renseigner sur les motifs de la non-viabilité des individus d'Isérables.

Or, durant les deux générations que dura cette expérience, le degré de vitalité du lot témoin fut abaissé exactement dans la même proportion que celui du lot soumis aux conditions de la montagne. Le climat alpin n'est donc pas la cause qui fit disparaître la population d'Isérables; il convient de rechercher l'origine de cette disparition dans d'autres phénomènes.

Nous avons signalé que le régime des Résineux provoque la répartition de l'éclosion des œufs sur une longue période. A cela s'ajoutent d'autres irrégularités ontogéniques sous l'effet du régime :

1° Augmentation du nombre de mues;

2° Irrégularités dans la répartition des mues;

3° Diminution de la taille de la chrysalide;
4° Irrégularités dans la durée de la nymphose.

Ces irrégularités ont pour résultat de répartir les éclosions des Papillons d'une même ponte sur des intervalles assez grands, pouvant atteindre quatre mois.

En outre, le développement des mâles est passablement plus rapide que celui des femelles, et cette différence s'accentue encore sous l'action de l'alimentation par les Résineux. Nos chiffres ont établi qu'en moyenne les mâles éclosaient trois semaines avant les femelles. En sorte que dans la presque totalité des cas, lorsque les femelles commençaient à apparaître, les mâles avaient fini de vivre.

Il est bien certain que ce qui s'est passé dans les conditions d'élevage a dû se passer également à l'état naturel à Isérables et que la population de cette localité, déjà décimée par les maladies infectieuses, disparut *faute d'une rencontre possible entre mâles et femelles.*

A peu près à la même époque, nous avons eu l'occasion d'étudier un second cas semblable d'une population de *Lymantria dispar* installée fortuitement sur des Pins sylvestres, à Brides-les-Bains (Haute-Savoie), et qui ne put persister pour les mêmes raisons qu'à Isérables.

Et, enfin, un troisième cas, également avec *L. dispar*, dont une population abondante fut trouvée sur les Platanes du quai du Rhône, à Lyon. Nous entreprîmes alors une série de recherches avec des individus de Genève, en vue d'étudier leur adaptation au Platane et à d'autres essences, et les conclusions de ces recherches furent les mêmes : irrégularités ontogéniques *amenant la majorité des mâles à éclore avant les femelles et rendant trop rares les possibilités d'union pour permettre la continuation de l'existence de la population.*

Ici, la diminution de survie ne réside pas, comme dans les cas précédents, dans l'incompatibilité des unions entre races de localités séparées, c'est-à-dire entre races génétiquement éloignées, mais dans une incompatibilité ontogénique entre mâles et femelles, contrôlant la survie de la population.

Cas spécial d'un croisement interspécifique de Cobayes.

(Planche III.)

Nous signalons ce cas, bien qu'il se soit présenté avec des animaux de parenté zoologique fort distante de celle des insectes qui ont fait l'objet de ces recherches, parce qu'il est conforme aux conclusions jusqu'ici énoncées.

Il s'agit de l'espèce sauvage *Cavia aperea* d'Az, de la République Argentine, et du Cobaye domestique d'Europe *Cavia cobaya* Marcq.

Nous partons de l'idée que ces deux espèces ne peuvent pas se rencontrer par les voies naturelles et nous en provoquons la rencontre en laboratoire

L'hybride provenant de ce croisement, qui participe des caractères de morphologie externe des deux parents, est luxuriant. La génération F_2 fait ressortir quatre génotypes :

1° Hybride de ségrégation,
2° *Cobaya* reconstitué par ségrégation,
3° *Aperea* reconstitué par ségrégation,
4° Une nouveauté,

qui apparaissent respectivement dans la proportion de 9 : 3 : 3 : 1, c'est-à-dire celle d'un dihybridisme mendélien régulier. Si donc la rencontre entre les deux espèces s'était effectuée dans une localité quelconque, la formation d'une population tétramorphe eût été le résultat de cette rencontre.

Mais cette population se fût vraisemblablement établie dans une localité géographique bien différente, sous le rapport climat, topographie, etc., de celle des espèces parentales, conditions ayant créé des facteurs de contrôle de la génétique de cette population. Nous ne pouvons nous représenter l'intensité de ces facteurs dans une station imaginaire. Nous pouvons apprécier cependant les facteurs de contrôle conditionnés par la constitution génotypique même des deux espèces parentales, puisqu'ils ont manifesté leur action en laboratoire. Or, ces derniers se sont montrés tels qu'aucun doute n'est plus possible sur le fait qu'une population formée par la réunion du *Cavia aperea* et du *Cavia cobaya* n'eût pu être viable d'une façon durable.

Nous résumons ces recherches, publiées par ailleurs (Pictet, 19), et en donnons un tableau d'ensemble.

L'hybride F_1 fait preuve d'un haut degré de fertilité et ses produits ont une bonne vitalité. Mais c'est à partir de la génération F_2 que l'on constate que la fécondité et la fertilité des hybrides, des *aperea* de ségrégation, ainsi que de la nouveauté, diminuent graduellement avec les générations, dans des proportions parfois très accusées. Seuls les *cobaya* reconstitués conservent une fertilité normale.

Les *hybrides de ségrégation* restent les plus féconds, bien que le nombre de petits par portée tende à diminuer et que les portées s'espacent de plus en plus avec les générations; en outre, le nombre des morts-nés augmente. Après quelques générations, plusieurs de ces hybrides deviennent inféconds avec l'âge; plusieurs même naissent ainsi; plusieurs d'entre eux, à l'autopsie, surtout parmi les femelles, sont trouvés intersexués (Guyénot et M^me^ Duszynska 7).

Il en est de même en ce qui concerne les *aperea* de ségrégation et la nouveauté. Non seulement leurs portées, le plus souvent d'un seul petit, s'espacent considérablement (parfois une seule portée en 18 ou 20 mois), mais bien des couples n'ont qu'une seule portée durant toute leur vie. En outre, plusieurs sujets naissent complètement stériles. Les petits, souvent nés malingres, ne sont pas viables, et il arrive que les mères ne sont pas à même de les allaiter. Le taux de

mortinatalité est élevé. En outre, il est constaté de nombreux cas de conjoints ne montrant aucune appétence sexuelle. L'intersexualité est fréquente.

Pour ce qui est des *cobaya* de ségrégation, leur degré de fécondité, de fertilité et de vitalité ne diminue pas comparativement à celui des *cobaya* en *inbreeding* et reste normal au cours des générations.

La dissociation des facteurs de fertilité combinés dans l'hybride délimite, dans la descendance, quatre classes de phénotypes ayant chacune un degré particulier de fertilité : celle-ci, déterminée, par exemple, par le nombre de petits par portée, se marque par une courbe trimodale dont un mode correspond à la fertilité de l'hybride et du *cobaya*, un autre à celle de l'*aperea* et un troisième (le moins élevé) à celle de la nouveauté.

Dans nos élevages, nous nous sommes appliqués, ma collaboratrice M^lle^ FERRERO et moi, à maintenir le plus possible, par des croisements appropriés et répétés, un état numérique suffisant de ces divers types de ségrégation pour la continuation de nos recherches, et, malgré ces précautions, nous avons beaucoup de peine à maintenir cet état numérique. Il apparaît donc comme certain que sans ces essais appropriés, en raison de la diminution graduelle de fécondité et de fertilité au cours des générations, notre matériel de descendance du croisement *cobaya* × *aperea* serait en train de disparaître, ne laissant subsister que le type *cobaya*.

Dès lors, si la rencontre de ces deux espèces se fût faite naturellement dans une localité, la population qui en serait résultée eût bien été tétramorphe au début, mais à cause de la perte graduelle de fécondité et de fertilité des descendants de trois des types, la population, en définitive, n'eût plus été composée que du type *cobaya*.

Cet exemple est conforme à celui des races de Papillons de localités totalement séparées et confirme les résultats obtenus avec ces insectes.

C. — TRANSPORTS DE GENOTYPES PAR LEURS HYBRIDES

Maniola gorge Esp.

(Planche I, figures 9-12.)

Au cours de nos travaux de zoogéographie, nous avons, en maintes occasions, constaté que certaine variété d'une espèce se faisait remarquer par un vol plus puissant, plus ardent que celui des autres variétés vivant avec elle. En outre, les races douées d'un vol plus puissant se localisent souvent à une altitude supérieure à celle des autres. Ce n'est pas tellement la qualité du vol qui régit ces localisations, mais le fait que les races à vol puissant sont souvent des hybrides ayant acquis, par leur croisement, des caractères de vitalité leur permettant de se fixer à des altitudes supérieures. Cette relation entre la puissance de vol et l'altitude de l'habitat est une des conditions de la formation et de la stabilisation de populations hybridées.

Par exemple, *Maniola gorge* Esp. vole mollement; ses races *triopes* Spr. et *fuorni* Pict. s'élèvent rapidement. Si l'on calcule les pourcentages d'individus repérés selon l'altitude (calculs sur 279 individus), on constate que le mode de fréquence de *gorge* est à 2,300 m. (32.48 % de réalisation), celui de *triopes* à 2,400 m. (28.50 %) et celui de *fuorni* à 2,600 m. (39.64 %).

Il y a peu de différence entre l'altitude moyenne de chaque race, mais ce peu de différence joue quand même un rôle dans leurs possibilités de rencontre dans les vallées en cul-de-sac où vivent ces Papillons. Ces vallées se composent, comme nous l'avons vu, de divers étages successifs (fig. 1 à 4), formant de bonnes conditions de stations. *Gorge* et ses races s'y tiennent à des altitudes différentes, en sorte que, dans l'ensemble de la vallée, la population complète est disposée comme suit :

Distribution verticale, dans un même cul-de-sac, des populations de Maniola gorge.

Station.	Altitude moyenne.	Localisations.			Population.
1	2,200 mètres environ.	Gorge	—	—	Monomorphe.
2	2,300 Id.	Gorge	—	—	Monomorphe.
3	2,350 Id.	Gorge	Triopes	—	Dimorphe.
4	2,400 Id.	Gorge	Triopes	Fuorni	Trimorphe.
5	2,500 Id.	—	Triopes	Fuorni	Dimorphe.
6	2,600 Id.	—	Triopes	Fuorni	Dimorphe.
—	Arêtes.	—	Triopes	Fuorni	De passage.

La *masse* de chaque race vole à une altitude différente; ainsi, à 2,300 m., les *gorge* ont plus de chance de se rencontrer entre eux; c'est pourquoi la population reste monomorphe. Vers 2,350 m., le nombre des *triopes* est plus élevé que celui des *gorge*, en sorte que les unions de *triopes* entre eux seront plus fréquentes; près des arêtes, la majorité des *fuorni* assure un plus grand nombre d'unions entre eux.

Les unions *triopes* × *gorge* ne peuvent se réaliser principalement que dans les stations 3 et 4, où se forme alors l'hybride *fuorni*. Celui-ci monte vers les arêtes, où il ne pond pas, mais les franchit pour aller déposer ses œufs dans le cul-de-sac voisin. Il peut toutefois pondre dans la station 4, lieu de sa formation, et y maintenir ainsi la population complète trimorphe. Quant à *triopes*, qui est l'homozygote dominant, il a aussi la faculté de monter en altitude et de voisiner avec *fuorni*; ainsi se créent des unions *hetero-homo*, dont la descendance est

normalement composée de moitié de *triopes* et moitié de *fuorni*, et c'est pourquoi les stations 5 et 6 sont toujours dimorphes (fig. 13 et 14).

En somme la population n'est complète qu'à la station 4. C'est la région des cuvettes de fond. A la base des vallées, région des terrasses et rocailles, *gorge* est seul à représenter l'espèce. Au sommet, région des cônes d'éboulis et des arêtes, *triopes* et *fuorni* voisinent. *La répartition verticale, régie par la constitution*

FIG. 13. — Région supérieure d'une vallée en cul-de-sac (2.500 à 2.700 mètres), où se trouvent les populations dimorphes (*hetero-homo*) composées de *Maniola hyb. fuorni* et *triopes*.

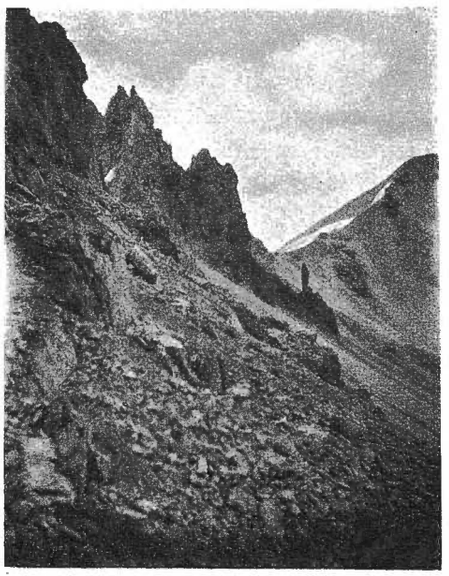


FIG. 14. — Arête de séparation de deux vallées en cul-de-sac, franchie par les hétérozygotes de haut vol.

génotypique de chaque race, correspond à des terrains différents qui sont en rapport avec les nécessités vitales raciales.

Les résultats ont été obtenus à la suite de statistiques sur le terrain et de dénombrements d'individus pratiqués, chaque année à la même époque, dans trois principaux culs-de-sac du Parc National Suisse (PICTET 20). Ils montrent comment l'hybride *fuorni*, constitué par la rencontre à mi-altitude de *triopes* et de *gorge* et portant, par conséquent, les facteurs d'hérédité de ces deux génotypes, se déplace dans d'autres régions en passant par-dessus les barrages d'altitude, infranchissables en tous cas pour *gorge*, et va déposer ses œufs dans ces nouvelles régions. De ces œufs éclosent des *fuorni*, des *triopes* et des *gorge* qui viennent grossir les populations où s'est faite l'immigration, ou bien créer une nouvelle population si l'espèce n'existe pas encore dans le nouvel habitat. Conformément à la règle mendélienne, les pontes de *fuorni* doivent être composées d'œufs de son

propre type et d'œufs des deux autres types dans la proportion de 2 : 1 : 1. Or, c'est précisément la proportion que nous avons calculée dans les populations trimorphes (1).

Lasiocampa quercus L. des Alpes.

(Tableau 3 et planche II, figure 4.)

Il existe deux races alpines de *Lasiocampa quercus* : une de moyenne altitude (A) et une d'altitude supérieure, *alpina* Frey. La répartition géographique entre le type et ses races est purement verticale : *quercus* 300-800 mètres, A 800-1,200 mètres, *alpina* 1,200-1,800 mètres.

Donc une faible distance verticale les sépare. Toutefois, il ne faut pas oublier qu'entre une station du type à 600 m., une autre de la race A à 1,200 m. et une autre d'*alpina* vers 1,800 m., la *distance horizontale* qui les sépare offre certains obstacles à leur rencontre (vallées, montagnes, barrages d'altitude, glaciers, etc.).

Dans les environs de Genève, par exemple, nous connaissons des localités du type *quercus*; les localités les plus proches où se rencontre la race A de moyenne altitude se trouvent en Haute-Savoie (Voirons), à une distance de près de 30 kilomètres. On peut certainement envisager dans cette région une rencontre entre le type et A; d'ailleurs cette rencontre a été constatée. Mais dans d'autres régions de la Suisse les deux stations sont beaucoup plus éloignées; tandis que pour trouver des stations de la race *alpina* dans le voisinage de Genève, il faut aller jusqu'en Tarentèse (Savoie), à 100 kilomètres environ, et traverser plusieurs régions montagneuses. Or, dans les plaines de la Tarentèse, *quercus* n'a pas été signalé. *Alpina* se trouve en abondance dans les Alpes de l'Engadine, où il est seul à représenter l'espèce; *quercus* se trouve dans la vallée du Rhin, c'est-à-dire à environ 80 kilomètres de l'Engadine; entre les deux habitats, il y a tout le massif des Alpes grisonnes. On reconnaîtra que les possibilités de rencontre de ces trois races dans les Alpes sont problématiques.

Nous avons croisé en laboratoire *quercus* × A, A × *alpina* et *quercus* × *alpina*. La race A provenait des Voirons (Haute-Savoie), la race *Alpina* de la vallée de l'Inn, le type, des environs de Genève (Pictet 17). Les accouplements *quercus* × A ont été réalisés à Genève, ceux de *quercus* × *alpina* ont eu lieu en plein air dans la vallée de l'Inn (cocons de Genève transportés sur place; femelles écloses portées dans les stations de vol d'*alpina*, où elles ont attiré les mâles, qui se sont accouplés sur place). Les croisements A × *alpina* ont eu lieu en laboratoire entre des *alpina* d'Engadine et des individus des Voirons.

---

(1) *Fuorni* sert de véhicule de transport à ses génotypes *triopes* et *gorge*, des contreforts méridionaux de l'Ortler, dernière limite de leur habitat méridional, par-dessus le Stelvio, où il est seul à représenter l'espèce, jusque dans les vallées du Parc National. Son extension, ainsi que celle de ses génotypes, est arrêtée par la vallée de l'Inn, trop basse en altitude. De l'autre côté de cette vallée, *gorge* est présent en stations monomorphes; sa présence a une origine inconnue.

TABLEAU 3. — Degrés de fertilité et de vitalité des races alpines de « Lasiocampa quercus » L.

RACES	Nombre d'œufs.	Nombre de chenilles.	Survie larvaire en °/₀	Cocons.	Papillons.	♂	♀	Proportion sexuelle. ♂	Proportion sexuelle. ♀	Survie à l'état de papillon en °/₀	*Observations.*
Communication facile :											
Quercus (moyennes) . . .	285	201	70.52	—	179	86	93	1	1.07	62.71	
Race A. (moyenne altitude) :											
Première génération . . .	192	180	93.75	159	152	75	77	1	1.02	76.16	
Deuxième génération . .	257	201	78.21	198	196	94	102	1	1.08	76.26	
Communication difficile :											
Race A. × Alpina :											
F_1	180	130	72.22	44	44	23	21	1	0.91	24.40	
F_2 *a*.	98	40	40.08	—	11	4	7	1	1.75	12.13	
F_2 *b*.	82	38	45.78	—	10	3	7	1	2.33	12.19	
F_2 *d*.	187	90	39.40	—	0	—	—	—	—	0	Tous morts à l'état de cocon.
F_2 *c*.	115	55									
Communication impossible :											
Quercus × Alpina :											
F_1 *a*.	116	62	53.34	—	0	—	—	—	—	0	Chenilles mortes à partir de la deuxième mue.
F_1 *b*.	165	88	53.33	—	0	—	—	—	—	0	
F_1 *c*.	161	81	50.31	—	0	—	—	—	—	0	

Les degrés de vitalité et de fertilité sont figurés au tableau 3; nous les résumons comme suit :

Degrés de fertilité et de vitalité dans la descendance des croisements de Lasiocampa quercus et de ses races alpines.

Croisements.	Œufs.	Survie larvaire,	Survie à l'état de papillon.
Quercus × quercus (moyennes) . . .	285	70.52 %	62.71 %
Quercus × A . . . . . F_1.	192	93.75 %	79.16 %
Quercus × A . . . . . F_2.	257	78.21 %	76.26 %
A. × alpina . . . . . F_1.	180	72.22 %	24.40 %
A. × alpina (moyennes) . . F_2.	90	42.93 %	12.16 %
Quercus × alpina : premier essai . .	151	39.40 %	0
Quercus × alpina : 3 autres essais . .	147	52.36 %	0

Les résultats de ces expériences amènent aux mêmes conclusions que celles énoncées au chapitre précédent :

On ne constate aucune diminution des degrés de fertilité et de vitalité dans les croisements *quercus* × race A, dont la rencontre est possible par les voies naturelles. Le taux de vitalité de l'hybride est même supérieur; d'ailleurs, la luxuriance de cet hybride est marquée par d'autres caractères; cette luxuriance persiste encore à la F_2.

Pour ce qui est des croisements A × *alpina* (race de moyenne altitude par race d'altitude supérieure), dont les possibilités de rencontre sont évidemment fort difficiles, on remarque une forte diminution de la fertilité et de la survie; malgré cela, les produits sont viables; une seconde génération a, en effet, été obtenue.

Quant aux unions entre *quercus* et *alpina*, dont la rencontre est totalement impossible par les voies naturelles, on voit que si la fertilité est relativement élevée, en revanche la vitalité larvaire diminue passablement et la survie à l'état de Papillon devient absolument nulle.

En ce qui concerne la question même, traitée dans ce chapitre (transport de génotypes par leurs hybrides), les résultats de nos recherches se résument de la façon suivante :

Quercus type est réparti dans la plaine des environs de Genève en population constante, monomorphe; il monte jusqu'à 600-800 m. La race A a ses habitats de 800-1,200 m. : une rencontre naturelle entre les deux peut parfaitement se produire et donner lieu à la formation d'une population hybridée monohybride (Pictet 17), viable dans la station de rencontre. D'ailleurs, cette population hybridée existe sur les pentes des Voirons, où l'on trouve des individus de A (race dominante) à l'état hétérozygote.

Cela signifie que des exemplaires de la race A de l'altitude de 800 m. sont descendus plus bas, où ils se sont croisés avec des individus de *quercus*; l'hybride ainsi formé est remonté dans ses habitats habituels, où il a déposé sa ponte : de celle-ci sont nés des *quercus* et des individus de A, souche de la population mixte. *L'hétérozygote quercus* × A *sert ainsi de véhicule de transport à son génotype récessif dans une nouvelle station.*

La race *alpina* vole de 1,200-1,800 m. En laboratoire, les croisements A × *alpina* montrent un certain pourcentage de viabilité autorisant en une certaine mesure la continuation de la descendance. Nous n'avons pas trouvé à l'état naturel la population hybridée qui aurait pu en provenir et qui eût été une population dimorphe (croisement *hétéro-homo*), en admettant que ce soit l'hybride qui ait pu atteindre les habitats d'*alpina*; mais on peut admettre cette rencontre comme possible d'après nos résultats.

Par contre, les croisements en captivité *quercus* × *alpina* n'ayant pas donné de produits viables, cela concorde avec l'impossibilité de réunion à l'état naturel. On en déduira que l'*hybride, s'il peut servir de véhicule de transport à son génotype « quercus », ne peut servir de transport à son génotype alpina.*

Nemeophila plantaginis L.

(Planche I.)

Le cas de cette espèce réside dans la rencontre fortuite de deux races séparées et par le fait que l'hybride créé par cette rencontre peut gagner des régions inaccessibles aux deux races parentales.

Une de ces races est méridionale; ses caractères sont bien tranchés. Son aptitude d'élévation par le vol ne dépasse pas 1,700 m. Une importante station existe, à cette altitude, dans la vallée de Münster, à proximité du Parc National. Son élevage montre que c'est une race constante; nous la désignons par A. L'autre race, également bien caractérisée, est spéciale aux altitudes supérieures et vit vers 2,500-2,700 m. Une station se trouve dans les culs-de-sac de la vallée de Münster. Son élevage montre qu'elle est constante; nous la désignerons par *a*.

Entre la station de A et celle de *a*, à une altitude moyenne de 2,200 m., existe une abondante station d'une troisième race, un peu plus grande, dont les dessins sont richement marqués et dont le vol est plus ardent que celui de A et de *a*.

Nos élevages ont montré que cette dernière race est l'hybride provenant de l'union des deux autres et qu'elle répond par conséquent à la formule A*a*. Voici, en effet, les chiffres de trois pontes de cette race de 2,200 m.

	Proportions.		
	En %.	Exactes.	Monohybrides.
227 individus de la race de 2.200 A*a* .	50,1	1,99	2
116 individus de la race de 1.700 m. AA .	25,6	0,97	1
110 individus de la race de 2.500 m. *aa* .	24,3	1,04	1

Nous avons d'ailleurs trouvé à la suite de divers élevages que les AA et les *aa* de ségrégation sont régulièrement homozygotes.

Entre les régions où s'est opérée la réunion fortuite de AA et *aa* (val Münster, versant méridional des Grisons) (fig. 15 et 16) et le plateau central du Parc National Suisse, se trouve le barrage d'altitude de l'Ofenpass, à 2,200 m. La race AA ne peut le franchir, vu son altitude trop élevée; la race *aa* ne peut y descendre. Et pourtant toutes deux se trouvent en stations permanentes de l'autre côté du barrage, à leur altitude respective.

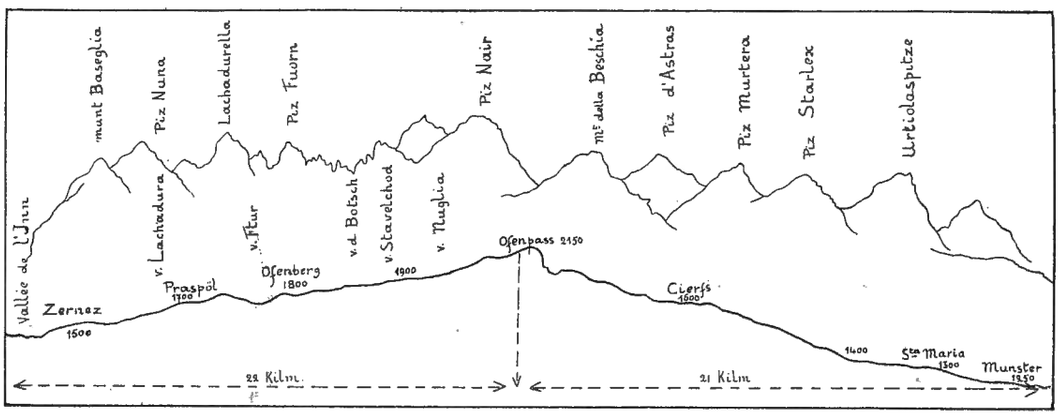


FIG. 15. — Profil de la voie de communication reliant la station de Cierfs (race *AA* de *Nemeophila plantaginis*) avec le plateau central du Parc National Suisse, avec le barrage d'altitude de l'Ofenpass, que peut franchir l'hybride *Aa*.

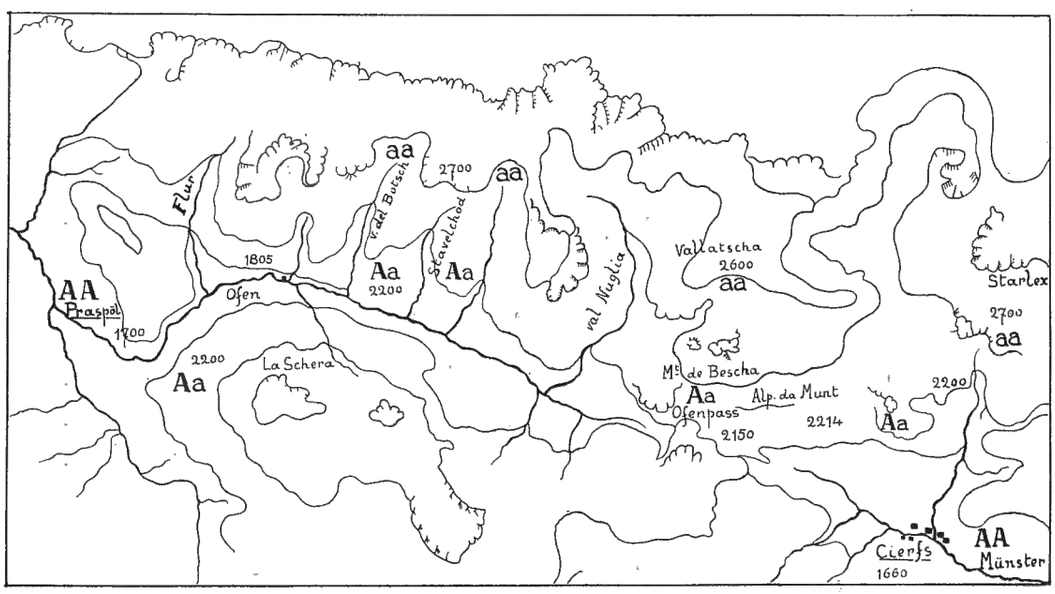


FIG. 16. — Stations de *Nemeophila plantaginis* au Parc National Suisse.
AA = Race de 1.700 m.; *aa* = Race de 2.600-2.700 m.; *Aa* = Race hybride de 2.200 m.

Nos recherches ont amené aux conclusions suivantes (PICTET 13) :

L'hétérozygote *Aa* est établi à 2,200 m., où il est seul à représenter l'espèce, les deux homozygotes n'étant pas viables à cette altitude; il est donc le seul capable de franchir le barrage et d'aller s'installer de l'autre côté. C'est donc lui qui introduit par-dessus l'Ofenpass les œufs de ses deux génotypes. Et effectivement, nous avons repéré maintes fois sa présence de l'autre côté du barrage, à 1,700 m., où les chenilles de son génotype AA ont fait souche. D'autre part, nous avons repéré la présence de l'hybride de l'autre côté de l'Ofenpass, où il est devenu extrêmement nombreux, dans les stations à 2,200 m. Enfin, nous l'avons également vu dans les culs-de-sac à 2,500-2,700 m., où ce sont alors les chenilles de son génotype *aa* qui ont fait souche. Une vérification expérimentale a confirmé ces faits.

Nous voyons par là que l'*hybride, seul capable de franchir le barrage de l'Ofenpass, sert de véhicule à son génotype AA lorsqu'il descend à l'altitude de 1,700 m. et à son génotype* aa *lorsqu'il monte dans les culs-de-sac.*

Reste à savoir maintenant si les génotypes AA et *aa*, une fois introduits dans leurs stations respectives de l'autre côté du barrage, sont capables d'y faire souche d'une façon durable. Considérons les résultats de huit croisements entre individus de ces races :

Croisements de Nemeophila plantaginis.

RACES		Nombre d'œufs.	Nombre de papillons.	♂	♀	Proportion sexuelle. ♂ : ♀	Taux de vitalité en %
AA × AA	1920	294	179	85	94	1 : 1.10	60.90
Id.	1920	302	188	92	96	1 : 1.04	62.22
Id.	1921	291	189	91	98	1 : 1.08	64.94
aa × *aa*	1924	—	124	59	65	1 : 1.10	—
Id.	1934	277	193	94	99	1 : 1.06	69.42
Aa × *Aa*	1925	321	117	40	87	1 : 2.10	36.45
Id.	1926	193	68	17	51	1 : 3	35.22
Id.	1928	122	98	0	98	— 100 %	80.32

Les degrés de fertilité sont normaux chez les homozygotes; ils s'élèvent chez l'hybride de 1925, mais s'abaissent passablement chez les hybrides de 1926 et 1928.

Le degré de vitalité dans la descendance de chacun des homozygotes est élevé.

Le taux de vitalité dans la descendance des hybrides, dans deux cas, s'abaisse d'environ 50 % sur celui des homozygotes; il s'élève considérablement dans le cas de 1928.

La proportion sexuelle, normale dans la descendance des homozygotes, accuse une forte augmentation du nombre des femelles dans celle des hybrides, production unique de femelles dans le cas de 1928.

Ajoutons que les éclosions des Papillons provenant des croisements $Aa \times Aa$ et de pontes de femelles *Aa* récoltées à l'état naturel, se font assez irrégulièrement et que les mâles ont tendance à éclore bien avant les femelles. Dans trois cas de femelles pondeuses, il est arrivé que lorsque les femelles filles ont commencé à éclore, tous les mâles étaient éclos 10-20 jours auparavant.

Admettons maintenant que ce soient des hybrides comparables à ceux de 1925, 1926 et 1928 qui aient franchi le barrage d'altitude. La nouvelle population installée par eux aurait, dans les deux premiers cas, débuté avec un nombre de Papillons limité, parmi lesquels les femelles auraient été en plus forte proportion et seraient écloses en partie après les mâles: *autant d'entraves importantes à l'établissement permanent de la population.* Dans le troisième cas, production normale de Papillons, mais comportant uniquement des femelles : *impossibilité* complète de former la population.

Et pourtant, ainsi que nous l'avons constaté chaque année, les populations de *AA* et *aa* de l'autre côté du barrage sont permanentes et ont même tendance à augmenter, surtout celles de *aa* dans les culs-de-sac.

Si donc, malgré les entraves à leur expansion, ces populations se maintiennent à un taux normal d'individus, *c'est que le passage des hybrides se renouvelle périodiquement* (1). Or, c'est précisément ce que nos observations annuelles sur le terrain ont permis de démontrer.

RESUME ET CONCLUSIONS

La zoogéographie expérimentale est un auxiliaire précieux de la génétique. En s'efforçant de déterminer *la constitution génotypique des espèces et des races en rapport avec leur situation géographique,* elle touche au problème de l'Évolution. En précisant quels sont les facteurs qui contrôlent (qui limitent) la génétique des populations, elle contribue également à la solution de ce problème.

La création de nouvelles mutations ou de nouvelles génovariations dans le cadre spécifique dépend essentiellement de la constitution chromosomique des races en mélange. Mais la descendance de celles-ci est foncièrement sous la dépen-

(1) La petite race *aa*, de toute vraisemblance, est une mutation récente; elle n'existe pas dans la nomenclature et n'a jamais été signalée nulle part. Dans toute la région explorée des Alpes grisonnes, nous ne l'avons trouvée que dans la vallée de Münster, son habitat d'origine, et dans les culs-de-sac du Parc National, sa nouvelle patrie. Comme elle augmente chaque année en nombre d'individus, nous avons là le cas d'une mutation récessive nouvelle faisant souche et restant constante en raison de son isolement.

dance de toute une série de facteurs extérieurs. Il y a souvent opposition entre ces deux groupes de facteurs.

Certains auteurs, ils sont même assez nombreux, estiment que l'hérédité dans les croisements de races et les croisements interspécifiques n'est pas ce qui joue le rôle principal dans l'évolution des espèces.

Muntzing, Tedin et Turesson (10) pensent que le rôle de l'hérédité comme agent de constitution de nouveaux biotypes au sein d'une espèce est très limité. Turesson (25) considère que le climat, l'altitude, l'isolement géographique, etc., sont les facteurs essentiels. Cependant, ces auteurs reconnaissent que l'on ne peut en saisir le mobile que si l'on tient compte de la constitution génotypique des composants des populations.

Mais d'autres auteurs, tout aussi nombreux, et même plus nombreux, professent l'opinion contraire. Guyénot (6) et Witschi (28), parmi les plus récents, attribuent le rôle principal à l'hérédité.

Ces deux opinions situent la question.

Personne ne niera plus que le patrimoine héréditaire ne se transmette intégralement selon les lois positives régissant les combinaisons de gènes dans les gamètes. Tous les embryons formés par une union entre individus présentant une caractéristique quelque peu différente reçoivent chacun la part des caractères des parents qui lui revient par le jeu de ces combinaisons. Une fois nés, leurs caractères deviennent apparents; leur transmission à la génération suivante se fait selon les mêmes lois qui en ont régi la formation à la génération précédente. Ce sont ces lois, bien connues aujourd'hui, qu'a établies la génétique expérimentale.

Cependant, si l'on étudie la composition génétique des populations dans leur milieu naturel, sauf cependant si ces études se portent sur des stations closes limitant l'apport d'éléments étrangers, on semble devoir convenir *à première vue* que les lois de la génétique telles qu'elles ont été établies par les expériences n'apparaissent pas comme pouvant toujours s'adapter aux individus en pleine nature. Pour quiconque n'est pas averti, il semblerait qu'il y ait une génétique de laboratoire et une génétique naturelle, l'une différente de l'autre.

C'est ce que d'aucuns, et il nous en est parvenu des échos, sont enclins de croire. Mais c'est qu'il est parfaitement vrai que la génétique des populations montre des divergences, évidemment apparentes, avec le Mendélisme.

Reprenons l'exemple de notre hybride A*a* de *Nemeophila plantaginis*.

Voici une femelle qui pond sur une feuille de papier en laboratoire. En voici une autre qui dépose ses œufs sur une feuille de *Taraxacum* en liberté. L'élevage de la descendance de la première donne : 2 A*a* : 1 AA : 1 *aa*. Nous admettons sans contredit que la ponte de la seconde aura produit en liberté les mêmes types de ségrégation et dans les mêmes proportions. Et pourtant, la population à l'état naturel se compose en permanence de 100 % de A*a*. Est-ce à dire que le mécanisme de la ségrégation mendélienne n'agit que dans le premier cas? C'est ce qui paraîtrait être, si nos recherches n'en avaient établi la cause : contrôle de

l'hérédité par des conditions particulières d'altitude. Même observation avec *Lasiocampa quercus* des Alpes. Et c'est ainsi la même chose dans une infinité d'exemples.

Aussi, dire que ce sont les conditions du dehors qui jouent le principal rôle dans la sélection de nouvelles formes héréditaires ou dire que c'est l'hérédité qui est l'élément primordial dans ce domaine, ce n'est pas envisager la question sous son jour positif.

En réalité, l'un et l'autre des principes jouent un rôle qui peut être le plus important. Cela dépend des cas. Les mélanges de races sont régis par l'hérédité; les conditions extérieures limitent les manifestations de l'hérédité. Ces conditions peuvent être plus puissantes, moins puissantes, voire nulles; c'est une simple question d'équilibre.

Au cours de nos travaux de zoogéographie, nous avons pu déterminer le contrôle exercé par divers facteurs sur la génétique des populations, dans des circonstances variées de localisations géographiques et topographiques. Nous avons croisé en laboratoire un certain nombre de races de Papillons prises dans des localités différentes, les unes empêchant ou restreignant les possibilités de rencontre, les autres facilitant ces possibilités. Puis nous avons comparé les données obtenues avec la composition des populations de ces mêmes races telle qu'elle se présente dans leurs stations naturelles. Ces comparaisons ont fait ressortir les modalités du contrôle. Ces modalités se rattachent à deux catégories de facteurs : les *conditions extérieures* et la *constitution raciale dans l'hybridation.*

Adaptation et sélection. — Une race qui pénètre dans une nouvelle station peut y rencontrer des conditions favorables ou défavorables. Le premier cas n'appelle pas de discussion. Dans le second, l'élément de contrôle réside dans l'adaptation aux conditions défavorables et la sélection individuelle qui en sera sans doute le résultat.

La sélection, ici, n'est pas la même que celle qui est à la base du Darwinisme; elle ne tend nullement à conserver les meilleurs génotypes ou à éliminer les moins aptes. Elle n'agit pas sur l'espèce, mais sur l'individu; elle s'adresse à des individus d'une même ponte, d'une même famille, tous semblables ou à peu près sous le rapport de la somme des forces de résistance. C'est une sélection purement individuelle régie, dans les cas étudiés, par le *hasard* et l'*intervention humaine.*

Le hasard agit indépendamment de la constitution raciale.

Nous avons vu comment les *Zygaena exulans* ont dû quitter leur habitat naturel au Parc National Suisse. Deux prairies voisines s'offraient à leur migration : l'une possédant la plante nourricière en abondance, l'autre ne la possédant que très pauvrement. Le hasard a poussé la population à émigrer dans cette dernière prairie, où elle a dû s'adapter à une plante inhabituelle à l'espèce, d'où disparition de *Z. exulans* de la localité. La sélection s'est portée aussi bien sur les individus de l'espèce que sur ceux de sa forme *vanadis* et de ses autres formes.

Le hasard d'un vent propice aurait pu porter la population vers l'autre prairie: les conséquences eussent été différentes.

Pour ce qui est du rôle de l'Homme, il exerce également son influence indépendamment de la constitution raciale.

Nous avons vu que les populations de *Maniola nerine* et de sa race *reichlini* sont établies en stations successives sur une voie de communication. La liaison entre celles de *nerine* (septentrionale) et celles de *reichlini* (méridionale) est faite par un groupe de stations mixtes intermédiaires, constituant la zone de contact (fig. 5 et 6). Or, les travaux nécessités par la réfection de la route nationale qui traverse le Parc National, route servant de voie de communication, ont fait disparaître l'une des stations du groupe de contact. Dès lors la liaison étant supprimée (postérieurement à nos recherches), il est à prévoir que les populations de *nerine* en subiront certaines modifications comparativement à l'époque ayant précédé la réfection de la route.

Le fait que les forêts du Parc National ne sont plus exploitées et que les arbres déracinés par l'ouragan sont laissés sur le terrain, modifie la proportion normale entre bois mort et bois vivant; là encore se trouve un élément de contrôle des populations. Il est facile d'en concevoir d'autres.

Parasitisme. — Le parasitisme peut être rattaché aux conditions du hasard, mais il peut dépendre aussi de la constitution raciale.

Normalement il y a équilibre numérique entre la somme des forces qui concourent à la destruction des individus (le parasitisme en fait partie) et la quantité moyenne d'œufs que peut pondre l'espèce. Nous avons démontré (Pictet 11) que pour une espèce qui pond 500 œufs, il suffit que le degré de survie soit de 0.40 % pour que l'espèce se maintienne dans un équilibre numérique suffisant. Cuénot (2) a calculé le degré de survie suffisant à un taux plus élevé, 1.33 %, mais sur une ponte de 200 œufs (théoriquement 2 % sur une ponte de 100 œufs).

En règle générale, il semble évident que le parasitisme, surtout de la part des ichneumonides et des tachinides, doive atteindre indistinctement les individus des divers composants d'une population. Mais vu la quantité des éliminés, il est à supposer avec raison que les proportions mendéliennes de ceux qui échappent peuvent être altérées. Cette altération ne se produit pas en laboratoire; il est des cas où elle ne se produira également pas à l'état naturel. Mais il en est d'autres où le parasitisme devient un contrôle de la génétique des populations.

Nous avons pu enregistrer dans de nombreux cas que lorsqu'une population émigre dans une nouvelle station, les parasites ne suivent pas immédiatement cette immigration; dès lors la population prend d'emblée un développement numérique considérable; cette circonstance est donc très avantageuse pour l'étude génétique de cette population et nous a permis de remarquer dans un cas certaines différences dans la composition génétique d'une population déjà établie (avec parasites) et d'une autre récente (avant l'arrivée des parasites).

La population des *Nemeophila plantaginis* dans les vallées en cul-de-sac en est un exemple. La petite race récessive *aa* est établie vers les cônes d'éboulis à 2,500-2,700 m. (fig. 13). Au début de nos recherches au Parc National, en 1920, nous n'avons rencontré qu'une seule femelle de cette race dans son habitat d'origine; les années suivantes elle est restée extrêmement rare, n'a même pas été repérée certaines années. Actuellement, elle est relativement abondante, non seulement dans son habitat d'origine, mais encore dans les culs-de-sac du Parc National.

Cette augmentation rapide exclut donc l'idée du parasitisme et montre que les ichneumonides et les tachinides de l'espèce ne vont pas jusqu'à cette altitude, en sorte que la race échappe à leurs atteintes. L'action du parasitisme est elle-même sous le contrôle des conditions topographiques.

Localisations topographiques. — Elles constituent sans doute l'élément essentiel de contrôle. Ce sont les localisations selon l'altitude qui sont les plus importantes.

Dans une station close qui ne comporte pas de grandes différences d'altitude, le jeu de la ségrégation mendélienne se fait normalement. Dans ces sortes de stations les races voisinent et se mélangent librement. Mais dans une station qui se compose d'étages successifs, comme c'est le cas des vallées en cul-de-sac, les proportions mendéliennes peuvent prendre une caractéristique absolument différente.

Reportons-nous à la distribution de *Maniola gorge*. Les deux races homozygotes, *gorge* et *triopes*, se rencontrent à mi-hauteur et conditionnent l'hybride *fuorni*. Là, la population est complète, trimorphe. Mais *triopes* et l'hybride sont seuls à pouvoir se déplacer en altitude; ils voisinent dans le fond des vallées, où ils s'unissent entre eux pour créer une population *hetero-homo*, composée seulement de *triopes* et de *fuorni* (fig. 13), tandis que *gorge*, se déplaçant préférablement dans les régions plus basses, où *fuorni* ne descend pas, le résultat en est la formation d'une population homozygote. Même constatation avec les *Lasiocampa quercus* alpins et certaines populations de *Nemeophila plantaginis*.

Nous avons vu que les hybrides possèdent, du fait des combinaisons des gènes apportés par les parents, une plus grande vigueur de vol en altitude, qui est un élément important de la formation des populations : possibilité de franchir les barrages que ne peuvent pas franchir les homozygotes, et d'aller installer leur progéniture de l'autre côté de ces barrages. Ce passage annuel de l'hybride dans une population déjà composée peut modifier sensiblement les proportions mendéliennes normales, ainsi que cela a été établi.

Constitution raciale. — L'hybridation de deux races entraîne parfois des perturbations importantes dans la descendance et joue ainsi le rôle de contrôle de la génétique des populations.

Les races qui sont de constitutions chromosomiques pouvant se combiner concourent seules à la formation de populations génétiques permanentes. Mais certaines races présentent avec d'autres certaines disharmonies chromosomiques qui sont alors un élément important de limitation.

Nos recherches montrent que *les races de localités rapprochées possèdent une constitution chromosomique semblable*, permettant la formation de populations dans des proportions normales de vitalité, de sexualité et de ségrégation de caractères. Ces conclusions découlent des proportions calculées dans des populations voisines, corroborées par l'expérience, proportions absolument conformes à une génétique normale et régulière. Par contre, *les races de localités éloignées possèdent respectivement un appareil chromosomique disharmonique*. Nos expériences montrent, en effet, que ces races, une fois croisées en laboratoire, présentent tous les symptômes de défectuosités germinales qui sont la résultante de croisements entre organsismes dont la constitution chromosomique n'est pas absolument semblable.

Diminution du degré de résistance et de vitalité. — Il suffit de consulter les chiffres que nous avons publiés pour se rendre compte que *le degré de vitalité diminue en raison directe de l'éloignement géographique*. Lorsqu'il s'agit d'un hybride transporteur de ses génotypes, le degré de vitalité est également réduit, mais la nouvelle population peut subsister en raison de l'arrivée périodique de nouveaux hybrides.

Le degré de résistance aux maladies infectieuses est également diminué. Goldschmidt (5) a montré l'influence des croisements de races géographiques de *Lymantria dispar* sur la résistance de la descendance aux maladies infectieuses. Turesson (25) a de même constaté que certains biotypes peuvent former une population dont la faible vitalité diminue l'extension. De notre côté, nous avons noté la diminution de résistance aux maladies infectieuses, dans plusieurs circonstances, au Parc National Suisse (toute une population décimée par la flacherie).

Irrégularités ontogéniques. — Des modifications survenant dans la durée normale des stades ontogéniques ont été enregistrées dans tous nos croisements de races géographiques éloignées, aucune dans les unions de races rapprochées. Goldschmidt (5) a lui-même constaté la chose avec certaines races géographiques de *Lymantria dispar*.

Ces irrégularités ont une répercussion sur la génétique des populations de deux façons différentes :

En premier lieu, elles amènent certains génotypes à être, au moment de l'hibernation, à un état de développement qui n'est pas apte à supporter l'hiver. Cela entraîne l'élimination de ces génotypes. C'est ce qui se présente notamment pour éliminer les AA et *aa* de la population hybridée de *Nemeophila plantaginis*,

qui n'est ainsi composée que des A*a*. En second lieu, ces irrégularités échelonnent les éclosions des Papillons, en sorte qu'il n'y a pas toujours concordance entre l'éclosion du mâle et celle de la femelle. Il arrive même que lorsque les femelles apparaissent, les mâles ont cessé de vivre.

Proportion sexuelle. — Dans tous les cas d'unions entre races de localités voisines, la proportion sexuelle est normale. Dans ceux de réunion difficile, le nombre de femelles tend à augmenter jusqu'à 3 ♀ : 1 ♂, et même 100 % de femelles. Lorsque la réunion est impossible, il n'est plus question de proportion sexuelle, puisque la survie est tombée à zéro ou n'a permis que l'éclosion de six femelles.

Des altérations de la proportion sexuelle à la suite de croisements ont été constatées un nombre considérable de fois. Parmi les auteurs qui ont observé ces altérations dans des populations, Haldane (8), Morgan (9), Ritchie (23), Seiler (24), Uvarow (26), Witschi (28) ont également signalé de très grandes différences dans les proportions sexuelles. Nous-même (14) avons établi que les altérations de la proportion sexuelle sont parfois très accusées. Vandel (27) a identifié la spanandrie géographique (disette de mâles).

De même que dans le paragraphe précédent, l'augmentation du nombre de femelles dans une population risque d'entraver la procréation de la descendance. Le cas de l'hybride de *Nemeophila plantaginis*, dont la descendance a comporté 100 % de femelles, est symptomatique de l'impossibilité de création d'une population.

Stérilité des hybrides. — Dans toutes les unions de races pouvant se rencontrer librement, les hybrides se sont montrés normalement féconds.

La stérilité des hybrides semble être un des résultats frappants du croisement entre races de localités complètement séparées, à en juger par les résultats des unions entre les *L. quercus* de Sicile et d'Écosse. Ceux-ci présentent, en outre, des caractères marqués de dégénérescence. La stérilité des hybrides a également été constatée dans les unions de *L. quercus* et de sa race alpina et dans celles des *N. plantaginis* de Genève et du Parc National. Lorsque l'accouplement a lieu, les œufs ne sont pas fécondés.

La stérilité des hybrides étant l'indication d'un fort éloignement de parenté phylogénique entre les races parentales, on en déduira que la parenté raciale entre les races étudiées est également éloignée.

Un phénomène qui se rattache, en une certaine mesure, à la stérilité est l'inappétence sexuelle dont font preuve les descendants obtenus de races complètement séparées. Normalement, en captivité comme en liberté, les mâles des races rapprochées sont très ardents à la recherche de la femelle, tandis que la plupart de ceux des races totalement séparées peuvent être parfois laissés jusqu'à leur mort avec des femelles, sans le moindre essai d'union.

Ce phénomène d'inaptitude à l'accouplement, qui est également très répandu

parmi les descendants du croisement *Cavia cobaya* × *C. aperea*, est un caractère de ségrégation qui peut, par conséquent, jouer un rôle dans la descendance. Mais, à en juger par celles de nos expériences qui se sont portées sur plus de deux générations, seul l'un des génotypes de ségrégation en serait affligé. Par exemple, à la F_2 du croisement *quercus* de plaine par sa race alpine A, les *quercus* reconstitués ne possèdent pas ce caractère, qui se rencontre surtout chez les individus de A. Il en est de même dans les croisements de Cobayes.

*
* *

Ces diverses défectuosités germinales, ainsi que la disproportion des sexes et la stérilité des hybrides, qui ne se présentent nullement dans les croisements de races pouvant se rencontrer librement, sont générales dans la descendance des races complètement séparées, et nous avons reconnu que ces dernières possèdent respectivement un appareil chromosomique disharmonique.

Cependant, dans les cas de séparation complète, les degrés de fertilité (nombre d'œufs) ne sont pas sensiblement inférieurs à la normale. La diminution de survie se manifeste graduellement depuis l'œuf : diminution de survie chez la chenille, diminution de survie chez la chrysalide, pouvant concourir successivement à l'élimination de l'adulte. Cela semble bien marquer que les unions de ces races créent dans l'hybride des combinaisons subléthales. Le fait qu'un certain pourcentage d'œufs n'est pas fécondé peut être interprété comme ayant la même origine.

Pour ce qui est de la disproportion sexuelle, il semble que la léthalité se porterait alors plus fortement sur les mâles que sur les femelles.

Cela nous amène à parler d'un cas particulier qui s'est présenté à la F_2 du croisement de la race alpine de *quercus* de moyenne altitude (A) par celle d'altitude supérieure (*alpina*). La proportion sexuelle à la F_1 avait été de 1 ♂ : 0.91 ♀, c'est-à-dire la proportion normale. La F_2 donna 141 cocons, dont 22 seulement éclorent, soit 15 ♂ et 7 ♀ (2.14 : 1). Or, les 119 cocons non éclos, pour la plupart des mâles, restèrent plus d'une année en vie et finirent par périr sans avoir pu éclore.

Ce phénomène d'empêchement d'éclosion a également été observé par Federley (4) dans un croisement intergénérique de Sphingides, qui donna une plus forte proportion de mâles et dont les femelles ne purent éclore et moururent dans la période nymphale. La raison, selon l'auteur, en serait dans l'action subléthale de la combinaison d'un chromosome X de l'un des parents avec un Y de l'autre.

Les Sphingides de Federley, appartenant à deux genres, sont de parenté zoologique fort éloignée. Par analogie, nous concluons qu'il existe entre les deux races de *Lasiocampa quercus* un semblable éloignement de parenté. En outre, les disharmonies chromosomiques entre les races de localités éloignées et celles

de localités voisines marquent un degré de parenté extrêmement distant entre elles. La disproportion sexuelle, la stérilité des hybrides l'indiquent également.

Il y a donc un rapport entre le degré de parenté et le degré d'éloignement des habitats.

D'autre part, les races géographiquement éloignées diffèrent beaucoup plus du type, par les caractères du dessin et du pigment, que ce n'est le cas des races pouvant communiquer librement. A ce point de vue également, il existe un rapport entre le degré d'éloignement géographique et les caractères intraspécifiques.

Ces constatations prennent sans doute de l'intérêt dans le domaine de la phylogénie, question qui dépasse les limites de ce Mémoire. Cependant, nous interpréterons ces faits du point de vue du mutationnisme.

La petite race *aa* de *Nemeophila plantaginis* a toutes les apparences d'une mutation nouvelle. On peut penser que sa mère, normale, aurait été atteinte dans son germen par le *choc* causé par son transport fortuit dans des régions de hautes altitudes tout à fait inhabituelles à l'espèce. La race AA est constante. Une réunion fortuite les réunit une fois, qui conditionne la formation d'un génotype nouveau pour l'espèce, l'hétérozygote A*a*, fondateur de plusieurs populations. Il est à noter qu'une seule et unique rencontre a pu être suffisante pour créer cet hybride d'une façon permanente. Le récessif *aa* est une mutation germinale en relation seulement avec les gènes conditionnant le pigment.

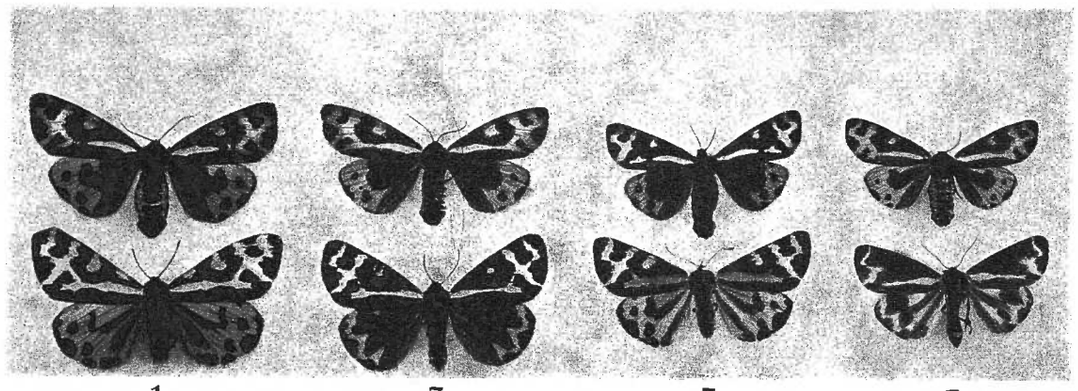
L'espèce s'est ainsi augmentée de deux nouvelles unités héréditaires, la mutation et l'hybride, dont les constitutions chromosomiques, peu modifiées, permettent avec les autres races locales des combinaisons rationnelles. La proximité des stations perpétue cet état.

Les races de *Lasiocampa quercus*, *sicula* et *callunae* (Sicile et Écosse), connues depuis fort longtemps, doivent vraisemblablement leur origine aux perturbations géologiques qui ont provoqué la séparation de ces îles du Continent. Il s'agit là de mutations germinales, non seulement en relation avec les gènes du pigment, mais dont l'appareil chromosomique a été profondément atteint dans sa constitution. Il s'est ainsi créé, par successions de petites mutations de gènes, un empêchement à une combinaison rationnelle de leurs chromosomes avec ceux du type. L'isolement géographique a perpétué cet état. On peut en dire autant des *Nemeophila plantaginis* du Jura gessien et de ceux de l'Engadine, aux temps de la formation des Alpes.

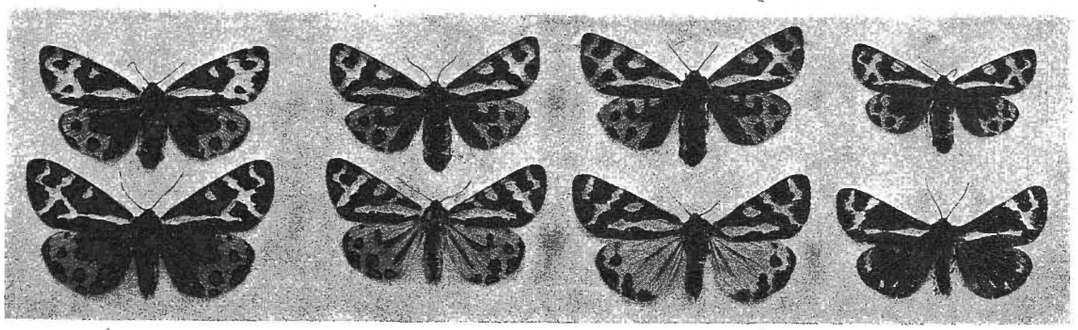
Nous devons voir là une nouvelle preuve, à ajouter à d'autres démontrées par les expériences, tant chez les végétaux que chez les animaux, de l'action que peut exercer le milieu sur la formation des mutations, particulièrement dans les cas de cette étude, le milieu géologique.

Station de zoologie expérimentale de l'Université de Genève.

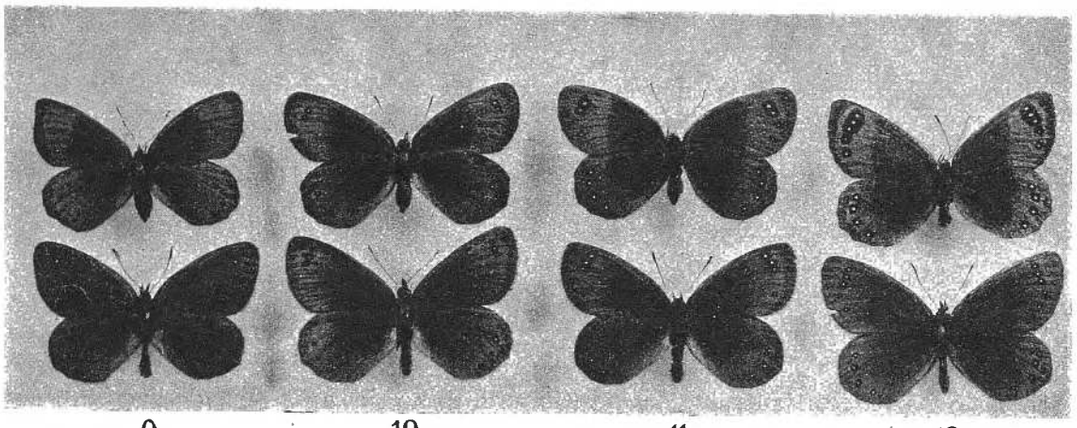
Pl. I.



1 3 5 7



2 4 6 8



9 10 11 12

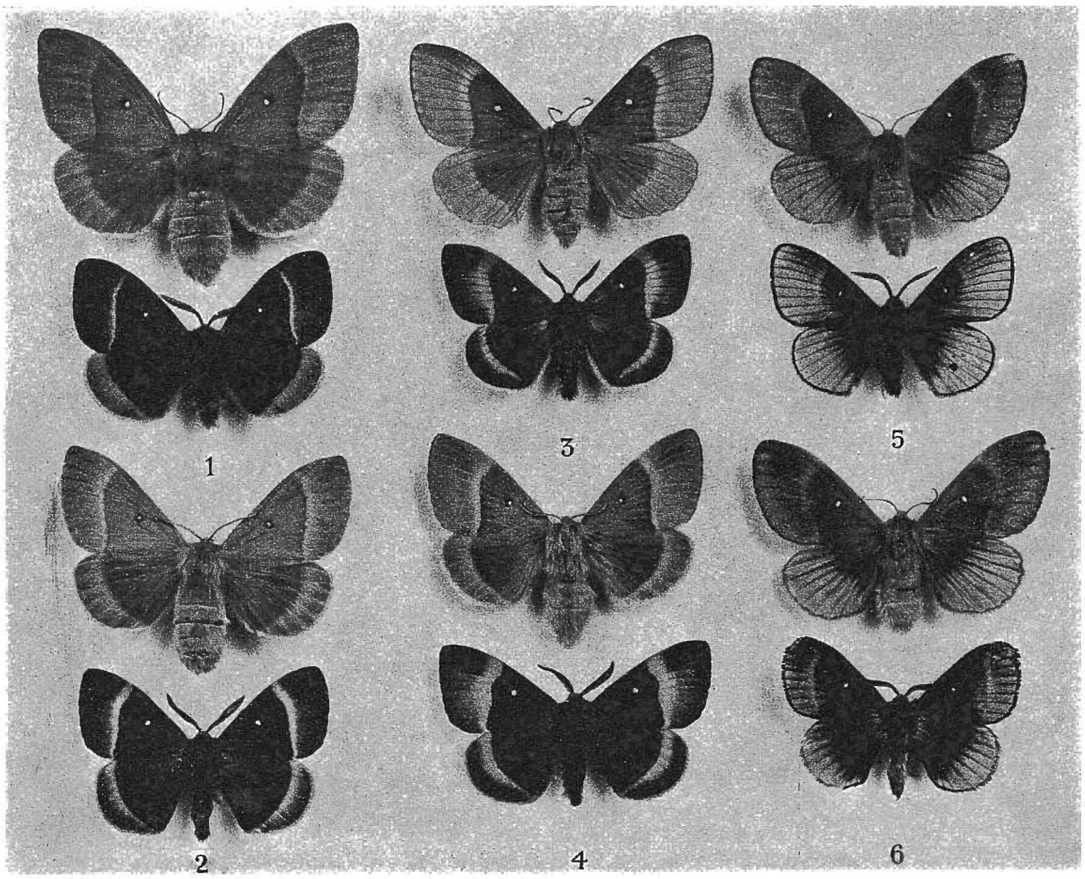
Nemeophila plantaginis L.

FIG. 1. — Race du Jura gessien, ♀ et ♂.
FIG. 2. — Race du Mont Salève, ♀ et ♂.
FIG. 3. — Race de la rive gauche de la vallée de l'Inn (Grisons), ♀ et ♂.
FIG. 4. — Race de la rive droite de la vallée de l'Inn (Parc national suisse), ♀ et ♂.
FIG. 5. — Race du Tyrol méridional (*AA*), ♀ et ♂.
FIG. 6. — Race hybride du Parc national suisse (*Aa*), ♀ et ♂.
FIG. 7. — Race des hautes altitudes (*aa*), ♀ et ♂.
FIG. 8. — Variétés alpines, ♀ et ♂.

Maniola gorge ESP.

FIG. 9. — *Aber. erynis* Esp., ♀ et ♂.
FIG. 10. — *Maniola gorge* Esp., ♀ et ♂.
FIG. 11. — Génovariation *triopes* Spr., ♀ et ♂.
FIG. 12. — Race hybride *fuorni* Pict., ♀ et ♂.

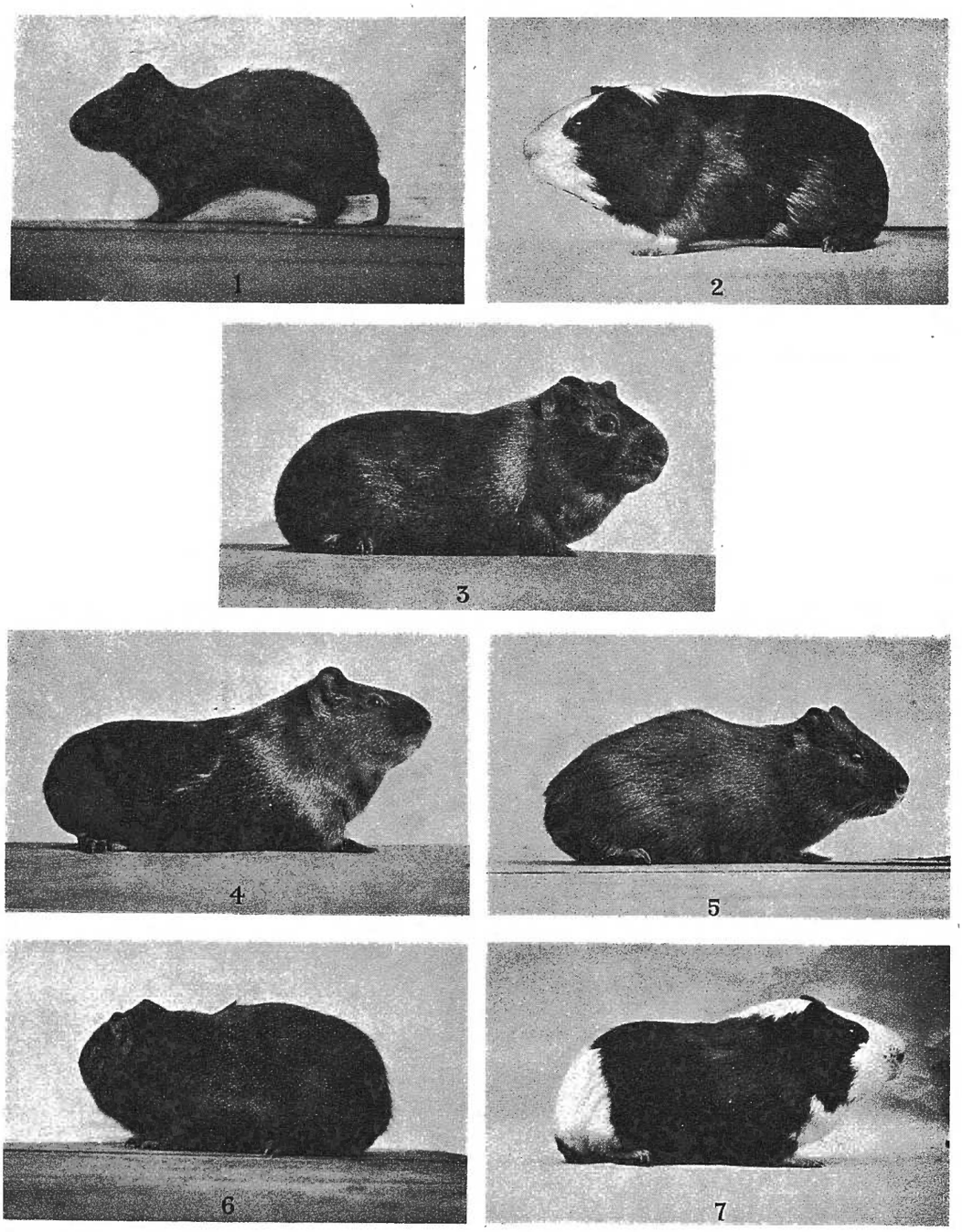
Pl. II.



Lasiocampa quercus L.

FIG. 1. — Race *sicula* Stgr, Sicile, ♀ et ♂.
FIG. 2. — Race *spartii* Hbn, Allemagne, ♀ et ♂.
FIG. 3. — Race *callunae* Palm, Écosse, ♀ et ♂.
FIG. 4. — Race *alpina* Frei, Grisons (Suisse), ♀ et ♂.
FIG. 5. — Hybride *spartii* × *sicula*, ♀ et ♂.
FIG. 6. — Hybride *spartii* × *callunae*, ♀ et ♂.

Pl. III.



Croisement interspécifique de Cobayes.

FIG. 1. — *Cavia aperea* D'AZ. (République Argentine).
FIG. 2. — *Cavia cobaya* MARCG. (Cobaye domestique).
FIG. 3. — Hybride F_1.
FIG. 4, 5, 6 et 7. — Les quatre types de ségrégation à F_2.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. BARBEY, A., Der Schwammspinner (*L. dispar*), in den Schweizerischen Alpen. (*Naturwiss. Zeit. f. Forst. und Landwirtschaft*, 468-470, 1909.)
2. CUÉNOT, L., L'Adaptation. (*Revue de l'Université de Bruxelles*, n° 4, 1925.)
3. DELCOURT, A., Recherches sur la variabilité du genre « Notonecta ». (*Bul. Sc. France et Belgique*, vol. XLIII, 373-461, 2 pl. 1909.)
4. FEDERLEY, H., Ueber sublethale und disharmonische Chromosomenkombinationen. (*Hereditas*, XII, 271-293, 1929.)
5. GOLDSCHMIDT, R., Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. II et IV. (*Wilhelm Roux's Arch. f. Entw. der Organismen*, D. vol. 116, 136-201, 1929; D. vol. 126, 674-768, 1932.)
6. GUYÉNOT, E., La Variation et l'Évolution. II. L'Évolution. Paris, 1930.
7. GUYÉNOT, E. et M^e^ DUSZYNSKA, J., Stérilité et virilisme d'origine hypophysaire chez le Cobaye. (*C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, vol. 52, 30-32, 1935.)
8. HALDANE, J. B. S., Sex ratio and unilateral sterility in hybrids animals. (*Journ. of Genetics*, vol. XII, 101-110, 1922.)
9. MORGAN, T. H., An alteration of the sex-ratio induced by hybridization. (*Proc. Soc. Exp. Biology and Medicine*, vol. VI, n° 3, 1911.)
10. MUNTZING, A., TEDIN, O. and TURESSON, G., Field studies and experimental methods in taxonomy. (*Hereditas*, vol. XV, 1-12, 1925.)
11. PICTET, A., Sur l'équilibre naturel entre les diverses espèces animales. (*Arch. Sc. phys. Nat. Genève*, XXXI, 456-361, 1915.)
12. — Recherches expérimentales sur l'adaption de *Lymantria dispar* aux Conifères et à d'autres essences. (*Bull. Soc. Entom. Suisse*, XIII, 20-54, 1916.)
13. — Localisation dans une région du Parc National Suisse d'une race de Papillons exclusivement composée d'hybrides. (*Rev. Suisse Zool.*, vol. XXXIII, 136-138, 1926.)
14. — La proportion des sexes dans les espèces sexuées et les espèces parthénogénétiques. (*C. R. III^e^ Congrès intern. Entomol.* Zurich, 1905 [Weimar, 1926], 305-322, 1926.)
15. — Les conditions du déterminisme des proportions numériques entre les composants d'une population polymorphe de lépidoptères. (*Rev. Suisse Zool.*, 473-505, 1 pl., 1928.)
16. — Une des conséquences du retrait de l'exploitation agricole au Parc National Suisse. (*Verhand. Naturf. Gesell. Basel*, XL, 2^e^ partie, 452-458, 1929.)
17. — Recherches de génétique dans des croisements de *Lasiocampa quercus* et de ses races *alpina* d'altitudes moyenne et supérieure. (*Bull. Soc. Lépidopt. Genève*, 140-165, 1 pl., 1931.)
18. — Sur les populations hybridées de Lépidoptères dans la zone de contact entre les habitats de deux races génétiques. (*C. R. V^e^ Congrès intern. Entomol.*, 1-24, 4 pl., 1932.)

19. PICTET, A., Ségrégation mendélienne des degrés de fertilité dans la descendance d'un croisement interspécifique de Cobayes. (*Ass. Franc. Avanc. Sciences. Chambéry*, 313-319, 1933.)

20. — Les populations hybridées de *Maniola gorge* Esp. et de ses races au Parc National Suisse et dans la région limitrophe. (*Bull. Soc. Entom. Suisse*, XVI, 421-441, 1 pl., 1935.)

21. — Écologie et génécologie de *Maniola nerine* Frr. au Parc National Suisse et dans la vallée de Münster. (*Ibid.*, XVI, 378-394, 1 pl., 1935.)

22. REHFOUS, M., Quelques particularités de la faune lépidoptérologique de Genève et environs. (*Ibid.*, XVI, 159-160, 1934.)

23. RITCHIE, J., The influence of Man on animal life in Scotland. Cambridge, 1920.

24. SEILER, J., Geschlechtschromosomen Untersuchungen an Psychiden. (*Zeit. ind. Abstam. Vererbungslehre*, 81-92, 1927, 1-19, 1923.)

25. TURESSON, G., The geographical distribution of the alpine ecotype of some aurasiatic plants. (*Hereditas*, XV, 329-346, 1933.)

26. UVAROV, B. P., Insects and climat. (*Trans. Entom. Soc. London*, avril 1931.)

27. VANDEL, A., La spanandrie géographique. (*Rev. génér. Sciences*, 1924.)

28. WITSCHI, E., Ueber geographische Variation und Artbildung (*Rev. Suisse Zool.*, 30, 1923.)

ÜBER DAS AUFTRETEN UND DIE VERBREITUNG DER WANDERMUSCHEL (*DREISSENSIA POLYMORPHA* PALL.) IM BALATON

VON

GÉZA ENTZ (Budapest, Tihany).

Trotzdem erst kürzlich einige Mitteilungen über das Vorhandensein und über die Verbreitung von *Dreissensia polymorpha* im Balaton von O. Sebestyén publiziert wurden, möchte ich die älteren und neuesten Beobachtungen zusammenfassen, da eben durch einige dieser neueren Beobachtungen Licht auf den Zusammenhang zwischen der Biologie dieser Muschel und seiner Umwelt geworfen wird.

Ich will mit den aus Ungarn bekannten Angaben über das Vorkommen von *Dreissensia* beginnen.

1790. GROSSINGER, J., Zwischen Kurtakeszi und Isa, in einem todten Arm der Zsitva, ferner im Büdösér, beide im Komitate Komárom.

1823. TISZASZENTMIKLÓS, Sammlung des Ung. National Museums. Papp D, Soós L.

1856. FRIVALDSZKY, I., Sogenannter unterer Donaulauf (von Orsova an ?).

1865. — In der Donau und in an dessen Ueberströmungsgebied entstandenen Teichen; im Mittelgebirge und in der Ebene nicht selten; oft in grösseren oder kleineren Gruppen heften sie an Steine, oder an im Wasser liegenden Holzstücken, oft an grössere Muscheln (Anodonta) mit ihren starken, braunen Fäden (Byssus) befestigt (pag. 131).

1860. MARGÓ, TH., Budapest Donau, Ujpester Hafen.

1878. KRENNER, J. S., Budapest, Wasserleitung.

1881. HAZAY, GY, Budapest, Donau.

1894. LENDL, A., Bega in litt. 1835.

1898. ENTZ, G., sen., Budapest ?

1899. LENDL, A., Bega zwischen Nagytopolovec und Bapsa, im Bega Kanal und im unteren Laufe der Donau.

1894-1896. SZÉP, Pozsony (Pressburg), Donau.

1902. Ortvay, Th., Pozsony (Pressburg), Donau.
1908. Papp, D., Zagyva, Malomzug.
1915. Soós, L., Tisza : Titel, Törökszentmiklós, Óbecse, Szeged, Szolnok.
1915. — Ferenccsatorna : Verbász.
1915. — Duna, Budapest.
1917. Czogler, K., Tisza, Szeged.
1923. Czógler, K., Tisza, Szeged.
1924. Unger, E., toter Donau-Arm Györ.
1929-1930. Soós, Duna, Budapest.
1932. Entz, G., jun., Balaton, Tihany.
1933. — Balaton.
1933. Pataky, B., Sió, von Siófok bis Keselyüs Lukács K. in litt. 1935.
1933. Unger, E., toter Donau-Arm, Hafen Bassein am Lágymányos.
1934. Czogler, K., Tisza, Szeged.
1934. Entz, G., jun., Balaton.
1935. — Balaton.
1935. Lukács, K., Sió, bei Siófok.

Wie auch aus der mitgeteilten Liste ersichtlich ist, kommt diese charakteristische Muschel in Ungarn in den Gewässern des flachen Landes weit verbreitet vor. Sie wurde zu erst vor fast 150 Jahren (1790) von J. Grossinger (1794) so genau beschrieben, dass der gelehrte Pater zweifellos diese Muschel lebend in der toten Zsitva und im Büdösér gefunden hatte (Vergl. Entz sen. 1901 und Dudich und Wagner 1935). Heute ist *Dreissensia polymorpha* aus folgenden Gewässern Ungarns bekannt : Aus der Donau von Pozsony (Pressburg) bis zum Kazán Pass, aus der Tisza (Theiss) von Szolnok bis Titel, aus der Bega, dem Begakanal, der s. g. toten Zsitva und Büdösér, dem Ferencz-csatorna, Zagyva, Sió, Sió-Kanal und dem Balaton. Die ersten Exemplare im Balaton fand Dr. E. Huf am 12.IX.1932, im s. g. Kisöböl vor der Biologischen Station in Tihany (Vergl. Entz und Sebestyén 1932). Vor dieser Zeit scheint diese Muschel im Balaton nicht vorgekommen zu sein, da sie von niemand angetroffen und erwähnt wurde, obwohl gerade in den letzten Jahrzehnten viele Faunisten die Tierwelt des Balatons untersuchten (Vergl. die Literatur in G. Entz sen.).

Seit der Errichtung des Biologischen Forschungs-Institutes in Tihany wurden hauptsächlich in den Sommermonaten, viele Plankton-Untersuchungen durchgeführt (Entz, Sebestyén, Scherffel, Kottász, Uhlenhut) doch wurde die Veliger-Larve erst im Jahre 1934 von O. Sebestyén (1934 A) gefunden; Sebestyén konstatierte, dass die Veliger-Larven in den Jahren 1934 und 1935 von Anfang Mai bis Ende Oktober schwärmten. Ihre Zahl war im Jahre 1934 gross, Anfang Sommer 1935 noch grösser, aber keinesfalls so hoch, als es Apstein (Sebestyén 1934 A) von den norddeutschen Seen angibt, wo sie zu dieser Jahreszeit die Hauptmasse des Planktons bilden sollen. Die Larven setzen sich auf entspre-

chend festen Substrat fest und besiedeln in unzähligen Mengen Hafenbauten, Pfähle, Treppen, Steine, Schiffe, Rohrschäfte, Stengel von *Potamogeton, Myriophyllum* und anderen Wasselpflanzen so auch *Trapa* in der Bucht von Keszthely (O. Keller 1935). Sehr oft setzen sie sich auf Muscheln (Najaden) aber auch auf *Dreissensia* selbst fest; ferner wird die Schnecke *Lithoglyphus* und auch der Sumpkrebs [*Astacus* (*Potamobius*) *leptodactylus*] nicht verschont. Gewöhnlich ist *Dreissensia* in grosser Zahl an festen Objekten an zu treffen. Es ist bekannt, dass sie sich in Folge der grossen Menge ihrer Eier ungemein rasch vermehren kann. Es wurde schon oft beobachtet, dass *Dreissensia* plötzlich irgendwo erscheint, sich rasch vermehrt, aber dann auch bald verschwindet (Schlesch H.). In Ungarn wurde diese Erscheinung zuerst von J. S. Krenner (vide Margó, 1879, Entz, G. sen., 1898) beobachtet. Nach seiner Feststellung hatte sich *Dreissensia* im Jahre 1878 in der Röhren der Wasserleitung von Budapest eingebürgert und sich dort so stark vermehrt, dass die Leitung verstopft wurde. Diese Plage wiederholte sich jedoch seit dieser Zeit in der Budapester Wasserleitung nicht mehr. (Vergl. P. Török 1935.) Im Jahre 1933 vermehrte sich *Dreissensia* in den Bassins und Röhren der Hafenwerke des Budapester Winterhafens am sog. Lágymányos so stark, dass diese Wasserbehälter nicht nur an ihrem Boden, sondern auch an den glatten Beton-Wänden etagehoch, in mehreren Schichten übereinander einen Besatz in Gewichte von mehreren Meterzentner aufweisten [vide bei K. Lukács (1934) die Bemerkung von E. Unger]. Im Ujpester-Hafen kommt *Dreissensia* nach den Angaben Th. Margó's (1879) seit dem Jahre 1860 an geeigneten Stellen aber immer nur in kleiner Zahl vor. A. Lendl (1898, 1899, 1935) berichtet davon, dass im Jahre 1894 im Inundationsgebiet der Donau, im Bega-Kanal und in der Bega *Dreissensia* zwischen Nagytopolovec und Bapsa und auch in Temesrékás *Dreissensia* vorhanden war. In der Umgebung der Gemeinde Temesrékás vermehrte sich *Dreissensia* im Bega-Kanal in einigen Jahren so stark, dass die Muscheln von der Bevölkerung als Futter für Schweine und Enten später sogar als Dünger verwendet wurden. Diese riesige Menge verschwand aber nach einigen Jahren spurlos. Seitdem *Dreissensia* im Balaton aufgetaucht ist wurde ihre Vermehrung vom Biologische Forschungsinstitut in Tihany verfolgt. Zuerst publicierte darüber G. Entz (1934) eine Mitteilung. Im selben Jahre teilte auch Sebestyén (1934) ihre über das Erscheinen und über die Vermehrung von *Dreissensia* gemachten Beobachtungen mit. Im Jahre 1935 fasste sie dann alle ihre Beobachtungen zusammen und machte sie mit einigen Photos illustriert in der Zeitschrift ung. zoologischen Gesellschaft (1935) und für weitere Kreise in einer populären naturwissenschaftlichen Zeitschift (1935) bekannt. Ausser diesen Publikationen sind in Fischerei-Zeitungen (Lukács, K. 1934, 1935, E. Unger 1934) in ungarischen wissenschaftlichen zoologischen und in populären Zeitschriften, ja auch in Tagesblättern verschiedene Mitteilungen über das Auftauchen und das Vorhandensein dieser bis jetzt aus dem Balaton nicht bekannten Muschel erschienen (vide L. Lukács, E. Unger,

A. Lendl, O. Keller). Auch wurde das Biologische Forschungsinstitut in Tihany von Badedirektionen, so wie auch von Privatpersonen mit Briefen im wahrem Sinne des Wortes bestürmt. Es wurde gefragt, wie diese Muschel plötzlich in so grosser Zahl erscheinen konnte ? Ob dieser unangenehme Eindringling im Balaton nicht ausgerottet werden könnte ? Oder ob er nicht zu etwas verwendet werden könnte ?

In Forschungsinstitut hatten wir uns selbst manch ähnliche Fragen gestellt. Wir verfolgten die Vermehrung der Wandermuschel seit ihrer Erscheinung, machten Untersuchungen über ihr Wachstum, und stellten das perzentuelle Verhältniss zwischen *Dreissensia* und den Najaden des Sees in den Jahren 1932-1935 fest. (O. Sebestyén 1934, Entz 1932 und 1934.) Ferner machten wir

FIG. 1. — Aus Najaden (hautpsächlich aus *Anodonta cygnea*) bestehende Strandguirlande («Turzás») am 23. V. 1932. Tihany Rév. An den abgestorbenen Muscheln keine *Dreissensien*.

Aufnahme van M. Rotarides.

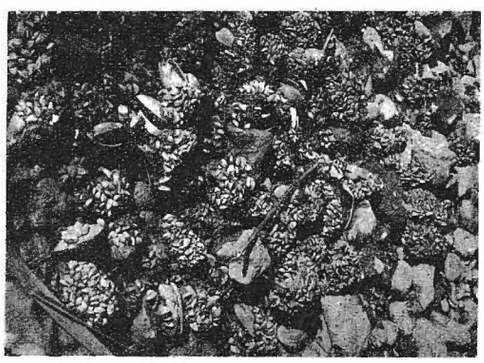


FIG. 2. — Hauptsächlich aus *Anodonta cygnea* bestehende Strandguirlande am 2. X. 1935. Tihany, Leányüdülo. Alle Najaden mit vielen *Dreissensien* besetzt.

Aufnahme von O. Sebestyén.

Beobachtungen darüber, wo die Muschel im Balaton vorhanden ist und in welcher Menge; wie sie sich vermehrt und wie viel sie jährlich wächst. Auch wurden Aufnahmen von ihrer Ansiedlungen gemacht. Wir stellten fest, dass heute die Muschel im ganzen Balaton vorhanden ist und sich an den verschiedensten festen Objekten festsetzt. Sehr auffallend ist die Tatsache, dass *Dreissensia* gewöhnlich in grosser Zahl an irgend einem Objekt ansiedelt. Die Ursache dafür, dass sich *Dreissensia* an Muscheln, Krebsen, etc., in so grosser Zahl dicht nebeneinander sich ansetzt, dachten wir darin suchen zu können, dass am ausgebreiteten, schlammigen, sowie leicht beweglichen, sandigen Grund des Balatons nicht eben viele zur Ansiedelung für *Dreissensia* geeignete « feste » Plätze vorhanden sind; doch glauben wir, dass daneben auch noch andere Faktoren mitspielen, in erster Linie der Faktor, dass die Larven in Schwärmen herumtummeln und vielleicht gemeinsam durch irgendeinen Reiz geleitet feste Gegenstände aufsuchen und sich massenhaft auf diesen niederlassen. Die letztere

Annahme scheint in der Feststellung O. Sebestyén's eine Stütze zu erhalten, in der sie angibt, dass sich junge Muscheln in einem Behälter nicht gleichmässig verteilen, sondern immer stellenweise ansammeln (Protokoll 1935).

Nach unseren Aufzeichnungen war *Dreissensia* im Jahre 1932 nur sehr spärlich im Balaton vorhanden; im Jahre 1933 bereitet sie sich rapid aus, da sie im Jahre 1934 schon überall vorhanden war und sehr viele feste Gegenstände mit einem wahren « Muschelrasen » überdeckte. Die im Jahre 1934 angetroffenen

FIG. 3. — Balaton-Földvár am 3. IX. 1935. — Im Vordergrunde des Bildes befinden sich im seichtem Wasser mit Dreissensien bewachsene Najaden (haupts. *Unio pictorum*), im Hintergrund sind gerade, schlingen- oder kreisförmige Furchen, die Bahn der Najaden zu erkennen.

Aufnahme von F. Mihályi.

« Muschelrasen » zeigten, dass ihre Ansiedlung nur in demselben Jahre geschehen sein konnte, da die Ansiedler erst die Grösse von einigen Monaten alten Muscheln erreicht hätten (Sebestyén 1935). Besonders überraschend waren die Muschel-Ansiedelungen an den Treppen des Badehauses von Balatonfüred. Hier waren im Oktober 1934 so viele Muscheln ansässig, dass für die Ansiedlung der verschiedenen Spongillen-Arten, welche sich an diesen Treppen seit Jahrzenten regelmässig im Sommer zu entwickeln pflegten, überhaupt kein Platz übrig blieb.

Auch wurden an Krebse [*Astacus* (*Potamobius*) *leptodactylus*], Cephalo-

thorax, Scheren, Beine, Augen, die Dorsalseite dicht, die Ventralseite spärlicher mit *Dreissensia* bewachsen.

Im Jahre 1935 traf O. Sebestyén an den Stufen des Badehauses von Balatonfüred Anfang Oktober im Vergleich zum Jahre 1934 viel weniger Muscheln (Protokoll 1935). Auch teilte uns K. Lukács mit, dass unter den in einem Fange angetroffenen Krebsen im letzten Sommer viel weniger mit *Dreissensia* besähte Individuen vorhanden waren, als im Jahre 1934. (Lukács, K. in Litt.)

Es scheint also, dass sich *Dreissensia* seit dem Jahre 1932 im ganzen Balaton verbreitet. Fast von allen Badeplätzen und Ansiedelungen bekamen wir briefliche, oder mündliche Meldungen über die *Dreissensia*-Plage. Ausser Verletzungen verursachte die starke Vermehrung auch noch andere Unannehmlichkeiten. Nach einer brieflichen Mitteilung, K. Lukács (28.IX.1935) soll die Röhre der Wasserleitung, welche aus dem Siókanal zum Fischbehälter führt, in Siófok durch *Dreissensia* allein verstopft worden sein. Auch teilte M. Gramantik brieflich mit, dass die Balaton-Schiffe im Jahre 1935 mit solcher Menge von *Dreissensia* « bewachsen » werden, dass sie mehrere Meterzentner vor ihren herumschleppen mussten. Wie und woher kam *Dreissensia* in den Balaton ? Wir konnten feststellen, dass in den letzten Jahren sich mehrere Möglichkeiten für eine solche Einwanderung boten. Es wurden vor einigen Jahren Fischer aus der Donau an den Balaton versetzt, welche ihre alten, in der Donau gebrauchten Geräte (Reusen) mitbrachten und diese im Balaton benützten. Ferner wurde die Verbindung durch den Siókanal mit der Donau dazu benützt (aber nur in den letzten Jahren) Gummiboote durch diese Verbindung in den Balaton zu bringen. Es ist auch uns bekannt geworden aus den Protokollen der Balaton Schiffverkehrs-Gesellschaft, dass im Jahre 1927 ein Eisenschleppschiff, welches lange Jahre in der Donau als Transportschiff verwendet worden war durch den Sió-Kanal in den Balaton befördert wurde. Alle diese Objekte konnten beim Einschleppen von *Dreissensia* aus der Donau in den Balaton eine Rolle gespielt haben, da *Dreissensia* sowohl in der Donau wie — nach einem Brief von K. Lukács im Siókanal von dessen Mündung in die Dosau bei Keselyüs, bis zur Schleusse (auch die Schleusse selbst war am 29.IX.1935 mit *Dreissensia* besetzt), in Siófok — seit 3-4 Jahren vorkommt und nach den Beobachtungen B. Pataky's in grosser Anzahl anzu-

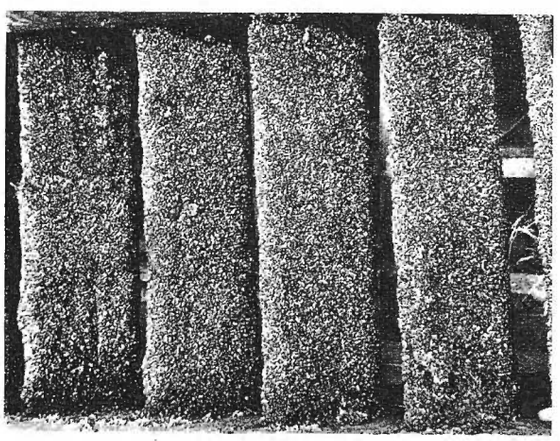


FIG. 4. — Treppen des Badehauses von Balatonfüred am 9. X. 1934, alle Treppen sind mit einem wahren Rasen von Dreissensien besetzt. Keine Spongillen.
Aufnahme von M. Szabó.

treffen ist. Die Schiffe besitzen auch im Süsswasser, wie dies Behning (1928) zuerst genauer angab und wir auch im Balaton konstatieren konnten (vergl. auch M. Gramantik 1935 in Litt.) einen ausgesprochenen Bewuchs von Pflanzen- und Tieransiedelungen. Im Balaton spielen in dieser Gesellschaft heute jedenfalls *Dreissensia* und der kleine Amphipode *Corophium curvispinum* die Hauptrolle; ausserdem kommen auch *Spongilla*-Kolonien und Ansiedelungen anderer Tiere und Pflanzen den von Behning als *Periphyton* bezeichneten Gesellschaft vor. O. Sebestyén fand am 13.VI.1934 im Hafen von Siófok an dem Eisenschleppschiff, welches aus der Donau durch den Siókanal in den Balaton befördert wurde, die Unterseite mit einer riesigen Zahl von *Dreissensia* besetzt, ferner fanden sich *Corophium*, das Bryozoon *Fredericella*, grüne sowie farblose Spongillen und die Alge *Cladophora* (Protokoll, 3.VI.1934) vor.

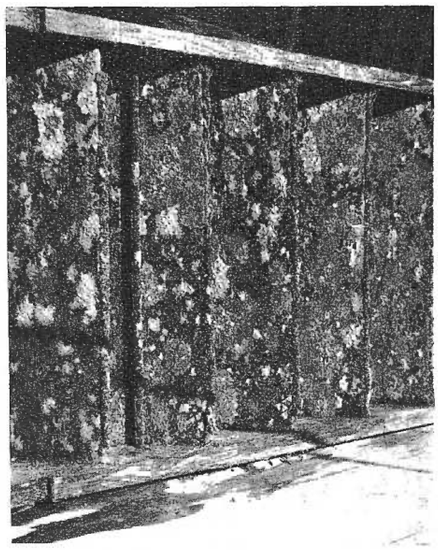


FIG. 5. — Treppen des Badehauses von Balatonfüred am 1. X. 1935, mit grösstenteils mit Spongillen [*Eunapius carteri* (grau) und *Ephidatia fluviatilis* (?) (fast weiss)] bewachsen zwischen ihnen bestehen die dunklen « Flecke » aus *Dreissensia*-Rasen.
Aufnahme von O. Sebestyén.

Aus diesen Feststellungen scheint es uns sehr wahrscheinlich zu sein, dass *Dreissensia*, so wie auch *Corophium* aus der Donau, respektieve Siókanal durch Vermittelung menschlicher Geräte, Fahrzeuge, Schiffe, etc., eingeschleppt wurden. Wäre dies der Fall, so müsste die Verbreitung von *Dreissensia* von Siófok aus ausgegangen sein.

Warum sich *Dreissensia* im Balaton so rapid verbreiten konnte, ist wie bekannt, in der Biologie der Larven so wie der der erwachsenen Muschel zu suchen, welche beide zu ihren Gedeihen im Balaton nicht nur ein geeignetes Milieu aber auch genügende Nahrung in Form von Kleinorganismen und Detritus fanden. Beide, Larve und die erwachsene Muschel sind Strudler und Partikelfresser. (Dass *Dreissensia* sehr grosser Menge Partikelchen dies dem Wasser entfernt, stellte im Sommer 1935. L. Haranghy experimentell, einwandfrei fest. Seine Arbeit erscheint in den « Math. Naturwiss. Berichten der ung. Akademie d. Wissenschaften ».)

Die Ursache dafür, warum sich *Dreissensia* im Jahre 1935 nicht in so grosser Menge an feste Objekte ansiedelte wie im Jahre 1934, kann vielleicht im dem abnorm niedrigem Wasserstand des Balatons im Jahre 1935 gesucht werden. An vielen Stellen gerieten *Dreissensia*-Ansiedelungen auf das Trockene und starben ab. Die Wandermuschel kann sich zwar von ihrer Ansiedelungstelle ablösen und weiterkriechen, doch scheint dies nur selten der Fall zu sein. Nach

Brehm (Ausgabe 1925, 1, Bd. S. 541) soll sich *Dreissensia* im Winter in das tiefere Wasser zurückziehen. Diese Angabe konnten wir aber nicht bestätigen; an bezeichneten und zeitweise kontrollierten Steinen stellten wir fest, dass *Dreissensia* auch beim Einfrieren des Sees ihre Ansiedelungstelle nicht verlässt und im Winter überall im seichten Wasser anzutreffen ist. (O. Sebestyén 1935.)

Die Frage, ob durch das Auftreten von *Dreissensia* eine Veränderung in der Biocoenose des Balatons zu erwarten sei, oder nicht, ist heute noch nicht zu beantworten. *Dreissensia* gehört ja in die Gesellschaft der Tiere, welche im Balaton vor ihrer Erscheinung schon vorhanden waren. Viele Tiere der Balatonfauna scheinen in der Donau Urbewohner zu sein, der Balaton ist nur ärmer in seiner Fischfauna und Schneckenfauna, wie die Donau. In dieser Hinsicht bildet der Balaton nur ein Bruchteil der Donaufauna, wir könnten sagen eine verarmte Fauna eines Ponto-Kaspischen Flusses. Es scheint eher wunderlich zu sein, dass *Dreissensia* erst in den letzten Jahren bis in den Balaton vorgedrungen ist; diese Tatsache weist entschieden darauf hin, dass bei der Verbreitung der Wandermuschel tatsächlich der Mensch durch Kanalbauten und Transportmittel die wichtigste Rolle spielt. So lange der Balaton mit der Donau in keiner Verbindung stand und keine Fahrzeuge von der Donau in den Balaton gelangen konnten war auch keine *Dreissensia* im See. Erst nach der Befahrung des Kanals tauchte die Wandermuschel auch im Balaton auf.

Da sich die Wandermuschel nach ihrem Eindringen in den Balaton in so kolossalen Mengen vermehrte, könnte es nicht unmöglich erscheinen, dass eventuell manche heute noch im Balaton lebende Organismen durch sie verdrängt und vielleicht sogar ausgerottet werden könnten, wenn der Vermehrung dieser Muschel keine Hindernisse in den Weg treten sollten. Es schien uns in Jahre 1934 nicht für unmöglich, dass durch die immense Ansiedelung von *Dreissensia* an *Astacus* (*Potamobius*) *leptodactylus* dieser Krebs bei seiner Häutung gestört und sogar zum Absterben gebracht werden könnte. Dies ist aber nicht der Fall; im Sommer 1935 stellten wir an mehreren Exemplaren des Sumpfkrebses, deren Cephalothorax mit einer riesigen Anzahl von *Dreissensia besiedelt* waren fest, dass sie sich ohne jegliche Störung häuteten. (Protokoll, Aquariumbeobachtung 1935, O. Sebestyén.)

Dass Najaden durch die Ansiedelung von *Dreissensia* ungünstig beeinflusst werden und dadurch auch absterben, ist eine Tatsache. Beim Ansiedeln von *Dreissensia* zeigt sich das erste Zeichen einer Störung des normalen Lebens der Najaden in ihrer Bewegung. Najaden ziehen normalerweise bei ihrer Fortbewegung gerade Furchen. Diese werden durch die einseitige Belastung durch *Dreissensia* zu Bögen, ja zu Schlingen oder Kreisen verwandelt. Dies sehen wir besonders deutlich am 3.IX.1935 in seichtem Wasser des Hafens von Balatonföldvár (Siehe Photo). Werden die Muscheln von *Dreissensia* so stark überwuchert, dass sie ihre Schalen nich normal öffnen und schliessen können und in ihrer Ernährung gehindert werden, dann sterben sie auch ab. Wir beobachten viele von

Dreissensia überwucherte, abgestorbene *Anodonta* und *Unio* Exemplare am 6.VII.1935 in Balatonföldvár, ferner am 1.IX.1935 am Südufer von Tihany wo sich eine Strandguirlande von über 110 m Länge und 30 cm Breite aus Najaden gebildet hattet, die pro 1 m² aus 70-329 abgestorbenen und von Dreissensien bewachsenen Najaden bestand. Dass aber Najaden auch ohne *Dreissensia*-Plage im Herbste in grosser Menge absterben, haben wir auch beobachet. (Vergl. Entz 1932.)

Die Ansiedelungen von Spongillen und Bryozoen wurden im Jahre 1934 von den Treppen des Badehauses von Balatonfüred durch kolossale Massen von

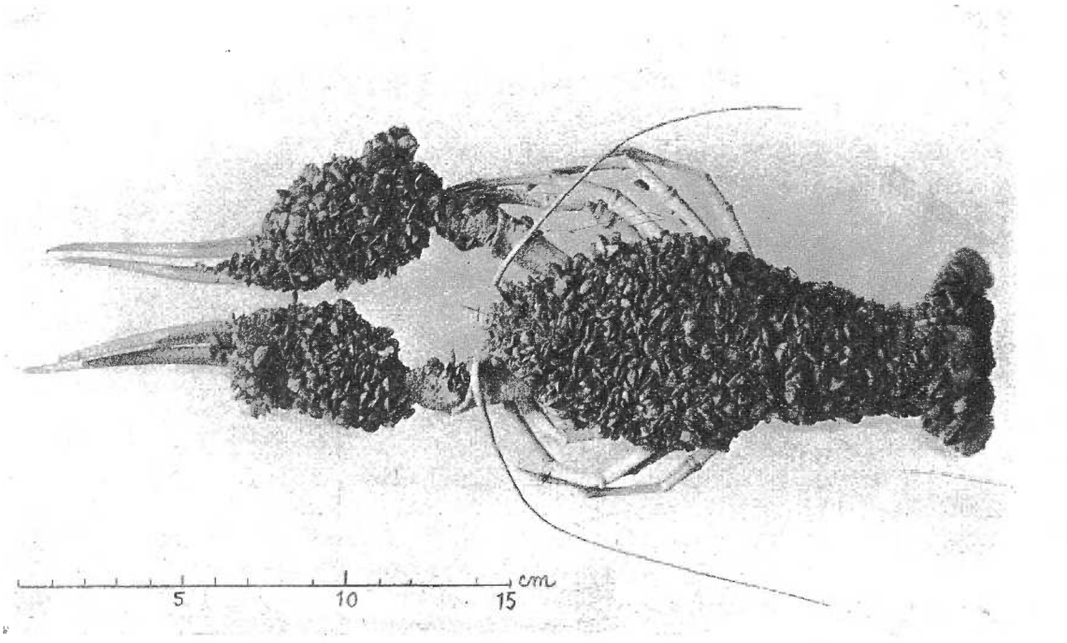


FIG. 6. — Mit Dreissensien besiedelter Sumpfkrebs [*Astacus* (*Potamobius*) *leptodactylus*]. Siófok 28. IX. 1934.
Aufnahme von O. Sebestyén.

der Wandermuschel verdrängt. Im Jahre 1935 scheint aber die Zahl der Ansiedelungen von Spongillen und von *Dreissensia* zu Gunsten der Spongillen verschoben worden zu sein. Dies erfolgte zum Teil dadurch, dass die Spongillen die jungen Dreissensien überwucherten und diese dann abstarben, zum Teil wurden aber die Dreissensien an der Ansiedelung verhindert. Was die Ursache dieses Verdrängens der *Dreissensia* durch *Spongilla* im Jahre 1935 und die des Verdrängens von *Spongilla* durch *Dreissensia* im Jahre 1934 bilden konnte, lässt sich zur Zeit nur vermuten. Wahrscheinlich spielt in diesem Kampfe die Zeit des Erscheinens der Veliger-Larven respektive der Spongillen-Schwärmer eine Rolle. Eine Art « jus primae occupationis » scheint in der Natur mit zu spielen.

Die Muscheln selbst fallen aber anderen Organismen zum Opfer, die Veliger-Larven werden von den Plankton-fressern dezimiert. Die erwachsenen, besonders halbwüchsigen Muscheln werden von Fischen (*Esox, Silurus, Lucioperca, Perca* aber auch von *Cyprinus carpio* Unger 1934, Lukács 1934, 1935) gefressen. Auch Enten verzehren grosse Mengen von ihnen und auch Schweine (Lendl, A. 1935). Der Sumpfkrebs frisst *Dreissensia* mit einer wahren Passion (Aquariumbeobachtung Sommer 1935). Der Mensch schafft zwar durch seine Wasserbauten und Fahrzeugen Ansiedelungsplätze für See, vertilgt aber auch bewusst und unbewusst viele von ihnen.

Im Balaton spielt sich momentan ein tatsächlicher Kampf ums Dasein vor unseren Augen ab. Wir sind gespannt, ob der Eindringling oder die alten Kolonisten den Sieg davontragen werden, oder aber ob ein Kompromiss entstehen wird : d.h. dass der Vermehrung das Eindringlings eine Grenze gesetzt wird.

LITERATUR

1. BEHNING : Das Leben der Wolga, etc. THIENEMANN : Die Binnengewässer, V. Stuttgart, 1928. — 2. BREHM, A.: Tierleben. Ausgabe, 1925, Bd. 1, Seite 541. — 3. Fauna Regni Hungariae, II, Csiki, E. Molluska, Budapest, 1902-1906. — 4. BREHM : Az állatok világa, XVII, kötet, p. 198. Budapest, Guttenberg, ohne Jahr, doch in den Jahren 1929-1930 erschienen. — 5. CZOGLER, K.: Szegedvidéki kagylók. Szeged, 1927. — 6. CZOGLER, K.: Adatok a szegedvidéki vizek puhatestü faunájához, Szeged, 1935, p. 22. — 7. DUDICH, E. és WAGNER, J. : Bars vámegye puhatestü faunájának alapvetése. (*Mathematikai és Természettudományi Értesitó*, LIII, kötet 1935, pp. 805-824. — 8. ENTZ, G., sen. : A Balaton faunája. A Balaton tudomámyos tanulmányozásának eredményei. Budapest, 1894. — 9. ENTZ, G., sen. : Vándor kagyló. (*Term. Tud. Közl.*, XXX, kötet 1898, pp. 518-521. — 10. ENTZ, G., sen. : Vándor kagyló. (*Term. Tud. Közl.*, XXVIII, kötet 1896, p. 530. — 11. ENTZ, G., sen. : Orosz kagyló, Dreissensia polymorpha. (*Term. Tud. Közl.*, XXXIII, kötet 1901, p. 50.) — 12. ENTZ, G., jun. : A Balaton békateknó kagylóiról (*Unionidae*). Ueber Najaden des Balaton-Sees. (*Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst.*, I, Bd. V, pp. 1-14, 1932.) — 13. ENTZ, G., jun., A magyar Biologiai Kutatóintézet Munkálatairól. Ref. über den Arbeiten des Biologischen Forschungsinstitutes in Tihany. (*Math. u. Naturwiss. Anzeiger Ung. Akad. Wiss.*, 1934.) — 14. ENTZ, G., jun. : Veszélyezteti-e a vándorkagyló a fürdóéletet ? (*Balatoni Kurir*, 1935, XI, 13, p. 2.) — 15. ENTZ, G. és SEBESTYÉN, O. : Az Anodonta cygnea (*Unionidae*) nagysági variálása, valószinü életkora, a nemek egymáshoz és a teknó vastagsági átmérójéhez való viszonya; Grössenvariation von Anod. cygnea, wahrscheinliche Lebensdauer, das Verhältniss der Geschlechter zueinander u. zur transversalen Schalendurchmesser. (*Arb. Ung. Biol Forschunginst*, I, Bd. Bd. VI, Teil; 1933, pp. 54-68.) — 16. ENTZ, G., jun. : Alsórendü gerinctelen állatok, pp. 328-329, in der ungarischen Uebersetzung Behm's Tierleben, Bd. X, Niedere Tiere. Budapest, 1907. — 17. FRIVALDSZKY, I. : Magyarország és Erdély édesvizi és földi puhányai. (*Uj magyar muzeum. Magyar Akadémiai Értesító*, XVI, Jahrg. 1856, pp. 57-69.) — 18. FRIVALDSZKY, I. : Jellemzó adatok Magyarország faunájához. (*Magy. Tud. Akad. Evkönyvei*, XI, k., Pest. 1865, pp. 1-274.) — 19. GRAMANTIK, M. : Szobeli közlés, 1935. — 20. GROSSINGER, J. : Universa historia physica regnii Hungariae, etc. Paris III, Posonii et Comaromii, 1794. — 21. HARANGHY, L. : Soll demnächst in Mathematischer und Naturwissenschaftlicher Anzeiger der

Ung. Akad. d. Wiss., Bd. LIII. Budapest, 1935. — 22. HAZAY, GY : Die Molluskenfauna von Budapest, 1881, p. 39. Separat Abdruck aus den Malakologischen Blättern... — 23. KRENNER, J. S. : Vide Margó, 1879 et Entz, G., sen., 1898. — 24. Dr. KELLER, O. : A vándorkagyló elóforduláśa a keszthelyi öbölben. (*Halászat*, XXXVI, évf. 1935, pp. 12-13.) — 25. KOCH, N. : Hivatlan vendég a Balatonban. (*Buvár*, I, évf. 9, sz. pp. 603-604, 1935, szept.) — 26. LAMPERT, K. : Az édesvizek élete. (Uebersetzt von Entz, M.) Budapest, 1904. — 27. LENDL, A. : Jövevény kagylófaj a Balatonban. (*Balatoni Kurir*, 1935, szept. 18, p. 2.) — 28. LENDL, A. : Délmagyarország néhány különleges állatjáról. (*Természet*, III, évf. 1899, IX, 15, pp. 1-3.) — 29. LENDL, A. : Hazánk nehány specialitásáról. (*Délmagyarországi Természettudományi Füzetek*, XXII, évf. 1898, pp. 39-55.) — 30. LUKÁCS, CH. : La Moule migratrice (*Dreissensia polymorpha* Pall.) dans le lac Balaton. (*Bull. franç. de pisciculture*. Orléans, n° 86, 1935, VIII, pp. 25-29.) — 31. LUKÁCS, K. : Vándorkagyló a Balatonban. (*Halászat*, XXXV, évf. 1934, pp. 45-47.) — 32. LUKÁCS, K. : Ujabb adatok a vándorkagyló (*Dreissensia*) balatoni elterjedéséről. (*Halászat*, XXXVI, évf. 1935, pp. 74-75.) — 33. MARGÓ, T. : Budapest és környéke állattani tekintetben. Budapest, 1879, p. 125. — 34. ORTVAY, T. : Pozsony megye állatvilága. (*Pozsony*, 1902, pp. 237-238.) — 35. Dr. PAPP, D. : Vándorkagyló (*Dreissensia polymorpha* Pall.) a Zagyvából. (*Állattani Közlemények*, VII, kötet 1908, pp. 30-32.) — 36. ROTARIDES, M. : A lösz csigafaunája, összevetve a mai faunával, különös tekintettel a szegedvidéki löszökre. (*Szegedi Alföldkut. Biz. Könyvt. Szeged*, 1931.) — 37. SCHLESCH, H. : Kleine Mitteilungen VI.3. Ueber die Verbreitung von *Dreissensia polymorpha* (Pall.) im Norden. (Sep. : *Arch. f. Molluskenkunde* 62, 1930, Seite 210-222.) — 38. SEBESTYÉN, O. : A vándorkagyló (*Dreissensia polymorpha* Pall.) és a szövóbolharák (*Corophium curvispinum* G. O. SARS, forma *devium* Wudsch) megjelenése és rohamos térfoglalása a Balatonban. (*Magyar Biologiai Kutatóintézet Munkái*, vol. VII, pp. 190-204. Tihany, 1934.) — 39. SEBESTYÉN, O. : Im Erscheinen in den Állattani Közlemények, Bd. 35, 1935. — 39. SEBESTYÉN, O. : A vándorkagyló elszaporodásá a Balatonban. (*Természettudományi Közlöny*, 1935, Bd. 67, Seite 381-386, 1935.) — 41. SOÓS, L. : A Nagy-Alföld Mollusca faunájáról. (*Állattani Köz.*, 14, kötet 1915.) — 42. SZÉP : Adatok Nyugat-Magyarország Molluskafaunájához. (*A pozsonyi Orvos term. tud. egyesület közleményei*, 1894-1896, pp. 25-26.) — 43. TÖRÖK, P. : A budapesti vizvezetéki viz szüredékének faunája. (*Mathematikai és Természettudományi Értesitó*, LIII, kötet. Budapest 1935.) — 44. UNGER, E. : Vándorkagyló a Balatonban. (*Halászat*, XXXV, évf. 1934, p. 47.) — 45. UNGER, E. : Vádorkagylóval belepett árok a Balatonban. (*Halászat*, XXXV, évf. p. 95, 1934.)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE MISGURNUS-FORMEN VON JAPAN UND FORMOSA

VON

HIALMAR RENDAHL (Stockholm).

Vor kurzem habe ich in einer Abhandlung über die chinesischen *Misgurnus*-Formen solche Merkmale festzustellen versucht, die zu einer Wertung und Definition der Arten und Unterarten dieser Gattung zu benutzen sind. Aus der genauen Untersuchung eines ziemlich reichhaltigen Materials ergaben sich u. a. die folgenden Resultate.

Die früheren Einteilungsversuche der chinesischen Schlammpeitzger haben zwar zum Erkennen einiger auch nach meiner Meinung guten Haupttypen geführt, daneben sind aber auch verschiedene Formen beschrieben worden, die nicht aufrecht erhalten werden können. Die Ursache dieser recht unsicheren Kenntniss besteht z. T. darin, dass die betreffenden Auffassungen auf ein viel zu geringes Material gegründet worden sind, daneben sind aber auch die Angaben indessen zu ungenau, um guten Differentialdiagnosen zu Grunde gelegt werden zu können, und ausserdem ist der diagnostische Wert der verschiedenen Merkmale und der individuelle Schwankungsgrad derselben bei einer Spezies oder Subspezies oft nicht weiter nachgeprüft worden.

Im allgemeinen zeigen die Merkmale der chinesischen Schlammpeitzger eine erhebliche individuelle Variation. Es ist mir aber gelungen, einige Eigenschaften feststellen zu können, die für eine spezifische oder subspezifische Analyse der chinesischen Misgurni bedeutungsvoll erscheinen und ausserdem den Vorteil besitzen, dass sie metrisch ganz genau ausgedrückt werden können.

Als eine neue Methode habe ich die Feststellung der *relativen Schuppenlänge*, d. h. des Verhältnisses zwischen Schuppenlänge (von den Körperseiten unterhalb der Dorsale entnommenen Schuppen) und der Körperlänge sine caudale in $^0/_{00}$ der letzteren ausgedrückt, benutzt. Weitere Merkmale von diagnostischer Bedeutung sind nach meinen Auseinandersetzungen vor allem die Proportionen der grössten Körperhöhe und die Höhe und Länge des Schwanzstiels.

Die untersuchten Exemplare liessen sich unschwer auf drei Haupttypen, von mir als Arten bezeichnet, verteilen : *mizolepis* GÜNTH. (rel. Schuppenlänge 16-23) vom Jangtsebecken bis Südchina und Hainan, *anguillicaudatus* CANTOR (r. S. 10-15) von Norchina bis einschl. dem Jangtsebecken und *erikssoni* REND. (r. S. 3-7) von der Mongolei und dem nordwestlichen China.

Nachdem ich die Analyse der chinesischen Formen soweit fortgeführt hatte, als mir das zu Gebot stehende Material erlaubte, schien es mir vor allem von Interesse zu sein, nach denselben Methoden Schlammpeitzger von anderen ostasiatischen Fundorten zu untersuchen. Das vom europäischen weit getrennte ostasiatische Verbreitungsgebiet der Gattung *Misgurnus* dehnt sich vom Amurbecken im Norden bis Tonkin im Süden aus, umfasst ausserdem Hainan, Formosa und die japanische Inselkette.

In meiner früheren Arbeit habe ich die Formen des chinesischen Festlandes und der Insel Hainan besprochen, in der vorliegenden Abhandlung will ich die Resultate einer Untersuchung von Schlammpeitzgern von Japan und Formosa mitteilen. Bei der technischen Bearbeitung des grossen Materials hat mir mein Amanuensis, Mag. phil. I. JÄRNEBY gute Hülfe geleistet; Frl. J. hat die zahlreichen mikroskopischen Schuppenpräparate hergestellt und ausserdem die meisten präliminären Messungen ausgeführt.

BESPRECHUNG DER JAPANISCHEN EXEMPLARE

Misgurnus anguillicaudatus rubripinnis Schlegel.

MATERIAL :

Hondo, eine Raststelle zwischen Tokyo und Takasaki, 1879. VEGA-Exp. coll. 169 Ex., 31,5-107 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 8205).

Hondo, Tokyo, 7-XI-1879. VEGA-Exped. coll. 3 Ex., 120, 121 & 128 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 8206).

Hondo, am Biwa-See gekauft, 16-X-1879. VEGA-Exped. coll. 1 Ex., 35 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 8207).

Hondo, Usui Tonga, 1879. VEGA-Exped. coll. 2 Ex., 58 & 86 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 8208).

Japan, 1910, A. LUTHER coll. 2 Ex., 117 & 124 mm s. c. (Ex. 117 mm : Mus. Zool. Helsingfors; Ex. 124 mm : Pisc. ex. Nr. 10353).

Die ersten Mitteilungen über Schlammpeitzger aus dem eigentlichen Japan finden sich in SCHLEGEL's grundlegender Bearbeitung der Fische in SIEBOLD's « Fauna Japonica » (1850). Es sind dort als *Cobitis rubripinnis* und *Cobitis maculata* zwei angebliche Arten beschrieben und abgebildet worden, die auf Reisfeldern in der Umgegend von Nagasaki vorkommen sollen. Allem Anschein nach handelt es sich hier nur um Varianten einer und derselben Form, die, soweit sich nach den Beschreibungen beurteilen lässt, zum Kreise des *Misgurnus anguillicaudatus* gehört, sie sind auch später (z. B. von GÜNTHER und JORDAN & FOWLER) mit der letztgenannten Art identifiziert worden.

Im Jahre 1860 beschrieb BLEEKER zwei weitere *Misgurnus*-Arten aus Japan,

die er *Cobitichthys enalios* und *Cobitichthys polynema* benannte. Leider ist die betreffende Arbeit (in Acta Soc. Sci. Indo-Neerl., Bd. 8, veröffentlicht) weder in Schweden noch in Dänemark aufzubringen, weshalb ich die von BLEEKER angeführten Diagnosen nicht kenne. Der Typus von *C. enalios* ist aber von GÜNTHER untersucht worden und von ihm (1868) als ein junges Exemplar des *M. anguillicaudatus* determiniert worden. GÜNTHER bezeichnet das betreffende Stück als eine Varietät mit langen Brustflossen — inwieweit es sich um eine Abnormität oder, wie man auch vermuten könnte, nur um ein männliches Exemplar mit den das Männchen auszeichnenden längeren Pektoralen handelt, scheint mir eine recht bedeutungslose Sache zu sein.

Der Typus von *Cobitichthys polynema* befindet sich, wie der vorige, im Besitz des British Museum und ist ebenfalls von GÜNTHER untersucht worden. Es wird von ihm als Vertreter einer besonderen Art, *Misgurnus polynema*, anerkannt, die sich durch das Vorkommen von 12 (8 maxillaren und 4 mandibularen) Barteln auszeichnet. Diese Art is auch in JORDAN & FOWLER's Übersicht der japanischen Cobitiden angeführt worden, sie scheint aber bisher nur nach dem Typexemplar bekannt gewesen zu sein. Meiner Meinung nach ist die Berechtigung dieser Spezies ausserordentlich zweifelhaft — mit Berücksichtigung der Tatsache, dass diese aus der Umgegend von Tokyo beschriebene Form nie wieder aufgefunden worden ist, scheint es mir ganz wahrscheinlich, dass es sich nur um ein abnormes Exemlar des *anguillicaudatus* mit einem überzähligen Bartelpaar handelt, was auch bei Mc CLELLAND's *bifurcata* aus Tschusan der Fall zu sein scheint.

Im übrigen sind die in der Literatur erwähnten Exemplare von Schlammpeitzgern aus Japan als *M. anguillicaudatus* CANTOR bestimmt worden (vgl. z. B. JORDAN & FOWLER 1903, JORDAN & SNYDER 1906, BERG 1907.)

Nach dieser kurzen, historischen Orientierung gehe ich zu meinen eigenen Untersuchungen über. Es interessierte mich zuerst, an dem einheitlichen, von demselben Fundort stammenden Material (Nr. 8205, 169 Ex.) die kritischen Merkmale zu studieren. Nach den exakten Massen sind die folgenden relativen Werte berechnet worden.

In % der Länge s. c. : grösste Körperhöhe 9,7-12,7 (Mittel 12,0), Länge des Schwanzstiels 13,6-21,0 (Mittel 16,7), Höhe des Schwanzstiels 7,4-11,2 (Mittel 9,3).

Höhe des Schwanzstiels in % dessen Länge 38,9-73,0 (Mittel 56,1).

Relative Schuppenlänge 7,7-14,6 (Mittel 10,6). Schuppenindex 0,87-1,50 (Mittel 1,07).

Graphisch zusammengestellt zeigen die zwischen den oben angeführten Amplituden gelegenen Werte eine gute symmetrische Verteilung; eine Ausnahme bildet aber die relative Schwanzstiellänge von 21,0 % der Körperlänge bei einem 85,5 mm langen Exemplar. Ganz gewiss handelt es sich hier um eine Zuwachsanomalie; die harmonische Kurve des betreffenden Verhältnisses ist nämlich zwischen den Extremen 13,9 % und 19,6 % gelegen. Auf das oben angeführte Mittel hat aber dies keinen Einfluss.

Die acht von anderen Fundorten stammenden Exemplare stimmen recht gut mit den obigen überein. Die Körperhöhe erreicht aber bei drei Exemplaren 14,0-14,5 % der Länge s. c.; mit Berücksichtigung dieses Materials beträgt somit die Amplitude der relativen grössten Höhe 9,7-14,5 mit dem Mittel 12,1. Die Höhe des Schwanzstiels beträgt bei dem von LUTHER gesammelten Stück von 124 mm Länge 12,5 % der Länge s. c., die Proportion der relativen Schwanzstielhöhe beträgt somit für das gesammte Material 7,4-12,5 (Mittel 9,4) % der Länge s. c. und 38,9-73,8 (Mittel 56,3) % der Länge des Schwanzstiels. Die scalimetrischen Verhältnisse stimmen mit den oben angegebenen überein.

Ausserdem habe ich für die fünf grössten Exemplare einige weitere Proportionen berechnet :

Länge s. c. in mm.	117	120	121	124	128
In % d. Länge s. c. :					
Kopflänge	18,8	16,8	18,2	17,7	17,0
Prädorsalabstand	55,6	57,0	59,1	58,8	57,5
Abstand P.-V.	41,0	40,8	44,7	43,5	44,1
D.-Basis	9,9	9,2	9,1	9,1	8,6
A.-Basis	8,6	7,5	8,6	8,3	7,8
Körperbreite	9,6	8,6	9,0	10,5	10,0
P.-Länge (♀)	11,5	11,7	11,5	11,3	11,3
V.-Länge (♀)	8,5	8,3	7,9	8,1	7,8
In % d. Kopflänge :					
Kopfbreite	50,0	54,5	54,5	54,6	59,7
In Kopflänge :					
Körperbreite	2,0	2,0	2,2	1,7	1,7
Schnauze	2,6	2,5	2,6	2,5	2,6
Auge	8,5	6,7	6,7	7,1	6,2
Zweite Maxillarbartel	3,14	2,89	2,75	3,38	2,90
Auge *in Schnauze*	3,3	2,7	2,6	2,9	2,4
Auge *in Augenabstand*	1,3	1,3	1,2	1,4	1,1
In % d. Abstand P.-V. :					
P.-Länge (♀)	28,2	28,6	26,7	25,9	25,7
V.-Länge (♀)	20,6	20,4	18,6	18,5	18,0

Ich habe früher (*l. c.* 1934) die Merkmale des *anguillicaudatus* nach dem Studium der chinesischen Exemplare auf folgende Weise angegeben : Relative Schuppenlänge 10-15; grösste Körperhöhe weniger als 16 %, Länge des Schwanzstiels 13,4-19,4 %, Höhe des Schwanzstiels 7,7-12,2 % der Länge s. c.; Höhe des Schwanzstiels 40,1-89,8 % seiner Länge. Wenn wir mit diesen verhältnissen die oben angeführten entsprechenden Werte für die japanischen Stücke vergleichen, ergibt sich ohne weiteres, dass die letzteren, wenn auch die Amplituden der Schwankung der Proportionen etwas zu erweitern sind, unbedingt als Vertreter der Art *anguillicaudatus* zu bezeichnen sind.

Bei der Besprechung des *anguillicaudatus* aus China in meiner oben zitierten Abhandlung könnte ich zwischen Exemplaren aus dem Jangtsebecken und solchen, die nördlicheren Gegenden Chinas entstammten, gewisse durchschnittliche Verhältnisse nachweisen, die meiner Meinung nach zur Trennung eines im Jangtse vorkommenden *a. anguillicaudatus* von einer nördlicheren Unterart, *a. decemcirrosus*, berechtigen. Es erschien mir nun von grossem Interesse, das Verhältnis der japanischen Form zu den beiden chinesischen Unterarten zu untersuchen.

Zuerst mag daran erinnert werden, dass nach meinen Untersuchungen die nordchinesische Form sich durch verhältnismässig kürzeren Kopf, niedrigere Körperhöhe, längeren und niedrigeren Schwanzstiel und anscheinend auch durch etwas kürzere paarige Flossen von der typischen, weiter im Süden lebenden Form unterscheidet.

Wenn wir diese kritischen Merkmale für die fraglichen Formen zusammenstellen, ergibt sich folgendes (die Mittel kursiviert) :

FORM	Japanisch.		*a. anguillicaud.*		*a. decemcirr.*	
In % d. Länge s. c. :						
Kopflänge	16,8 -18,8	*17,7*	16,4 -19,6	*18,1*	14,7 -17,5	*15,9*
Körperhöhe	9,7 -14,5	*12,1*	11,9 -15,9	*13,7*	10,0- 14,1	*11,3*
Länge des Schwanzstiels	13,9 -19,6	*16,7*	13,4 -16,7	*14,6*	14,8 -19,5	*17,7*
Höhe des Schwanzstiels	7,4 -12,5	*9,4*	9,2 -12,2	*10,9*	7,7 -10,1	*8,9*
P.-Länge (♀)	11,3 -11,7	*11,5*	11,6 -14,4	*12,9*	9,0 -10,8	*9,7*
V.-Länge (♀)	7,8 - 8,5	*8,1*	8,3 -10,2	*9,3*	7,0 - 7,9	*7,4*
In % d. Schwanzstiellänge :						
Höhe des Schwanzstiels	38,9 -73,8	*56,3*	62,0 -89,8	*74,8*	40,1 -57,5	*51,0*
. . . . .	. . . . .		. . . . .		. . . . .	
Relative Schuppenlänge	7,7 -14,6	*10,6*	11,2 -16,7	*13,4*	9,8 -13,8	*11,7*
Schuppenindex	0,87- 1,50	*1,07*	1,00- 1,20	*1,12*	1,06- 1,42	*1,22*

Bei den japanischen Exemplaren lassen sich somit folgende durchschnittlichen Verhältnisse festellen.

1. — Grösser als bei *a. anguillicaudatus*, kleiner als bei *a. decemcirrosus* : Länge des Schwanzstiels.

2. — Kleiner als bei *a. anguillicaudatus*, grösser als bei *a. decemcirrosus* : Kopflänge, Körperhöhe, Höhe des Schwanzstiels, P.-Länge, V.-Länge; Verhältnis zwischen Länge und Höhe des Schwanzstiels.

3. — Kleiner als bei *a. anguillicaudatus* und *a. decemcirrosus* : Relative Schuppenlänge.

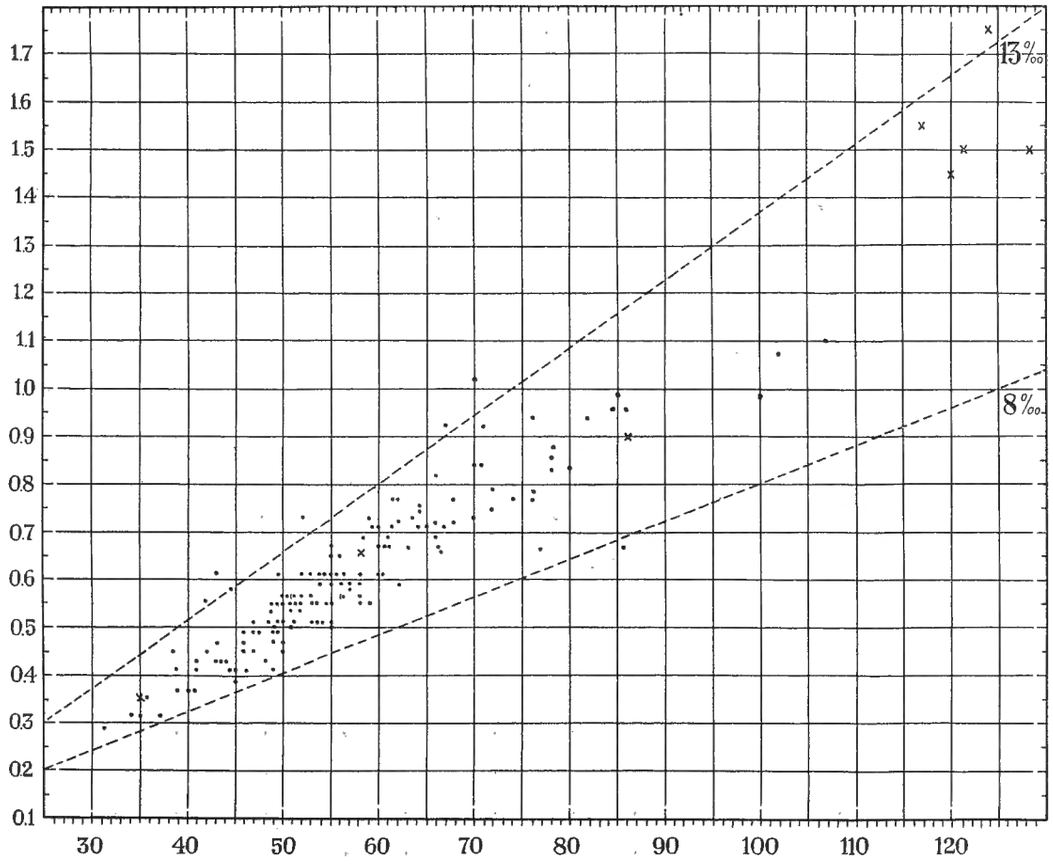


FIG. 1. — Die exakte Schuppenlänge von *Misgurnus anguillicaudatus rubripinnis* SCHLEG. Die Schuppenlänge transversal, die Länge s.c. der Exemplare horizontal in mm abgesetzt.

Die Schuppenlänge bei den japanischen Exemplaren habe ich auf der Abbildung 1 graphisch auf dieselbe Weise wie in meiner früheren Abhandlung für die chinesischen Stücke analysiert. Es ist somit in horizontaler Richtung die Länge der Exemplare, in transversaler die exakte Länge der unter dem Mikroskop gemessenen Schuppen in mm angemerkt worden. Mit Punkten sind die Exem-

plare des aus demselben Lokal stammenden Materials Nr. 8205, mit Kreuzen die übrigen Exemplare markiert worden.

In $^0/_{00}$ der Körperlänge berechnet verteilen sich die Schuppen auf folgende Weise :

o/oo d. Länge s. c.	7,0–7,9	8,0–8,9	9,0–9,9	10,0–10,9	11,0–11,9	12,0–12,9	13,0–13,9	14,0–14,9
o/o d. Schuppen .	0,6	6,5	17,7	43,2	23,1	5,9	1,2	1,8

Es fällt somit die relative Schuppenlänge von 96,4 % der Schuppen zwischen 8-13 $^0/_{00}$ der Körperlänge (Fig. 1), welche Werte somit praktisch genommen als Grenzen der Variation der relativen Schuppenlänge bei dem japanischen *M. anguillicaudatus* bezeichnet werden können.

Mit Bezug auf die Färbung der japanischen Exemplare haben schon JORDAN & FOWLER (1903) die grosse Variabilität in dieser Hinsicht hervorgehoben. Der Rücken und die Seiten sind dunkel gräulich-braun mit mehr oder weniger deutlichen, unscharf abgegrenzten und z. T. zusammenfliessenden, feinen dunkleren Flecken. Indessen kann die Oberseite recht einfarbig erscheinen. Oft ist der Rücken mit zerstreuten, grossen Flecken gezeichnet, ein Zeichnungsmuster, das, wie ich weiter unten zeigen soll, bei den formosanischen *anguillicaudatus*-Exemplaren noch schärfer ausgeprägt regelmässig vorzukommen scheint, dagegen aber von mir nie bei chinesischen Stücken gesehen worden ist.

Wie aus dem obigen hervorgeht, stimmt der japanische Schlammpeitzger mit seinen chinesischen *anguillicaudatus*-Verwandten im grossen und ganzen überein. Wie aber die letzteren durch durchschnittliche, ziemlich geringfügige Verschiedenheiten eine Trennung in zwei Rassen zeigen, scheinen auch die japanischen Exemplaren eine eigene Rasse zu vertreten, die mit Bezug auf die kritischen Merkmale meistens eine Zwischenstellung zwischen den beiden chinesischen Formen einnimmt, bezüglich der Schuppen aber eine geringere durchschnittliche relative Schuppenlänge als die letzteren aufweist. Nach den Regeln der Prioritätsnomenklatur ist diese japanische Unterart *Misgurnus anguillicaudatus rubripinnis* SCHLEGEL 1846 (*Cobitis rubripinnis* SCHLEGEL, Typlokal Hondo : der Gegend von Nagasaki) zu benennen.

BESPRECHUNG DER EXEMPLARE AUS FORMOSA

Über die Schlammpeitzger der Insel Formosa hat uns OSHIMA (1919) wertvolle Mitteilungen gegeben. Der japanische Forscher hat nachgewiesen, dass auf dieser Insel zwei gut unterscheidbare Formen, eine kleinschuppige und eine

grosschuppige, vorkommen, die er mit *M. anguillicaudatus* CANTOR bzw. *M. decemcirrosus* BASIL. identifiziert.

OSHIMA gibt für diese beiden Formen folgende Differentialdiagnosen an (*l. c.*, S. 187).

Die kleinschuppige Form : Schuppen verhältnismässig klein, 140-150 in einer Lateralreihe; Körper schlank, Höhe 7-8 mal in Länge; Barteln kurz, die längste etwa 2,5 mal in Kopflänge; Farbe dunkelgrau, oben dunkel gefleckt und marmoriert, C.-Basis oben mit einem schwarzen Fleck.

Die grosschuppige Form : Schuppen verhältnismässig gross, 106-115 in einer Lateralreihe; Körper plump, Höhe 5,86-6,50 mal in Länge; Barteln lang, die längste etwa 1,8 mal in Kopflänge; Färbung verhältnismässig gleichmässig, unscharf fein dunkel gefleckt aber nicht marmoriert. C.-Basis oben ohne schwarzen Fleck.

An meinem Material habe ich OSHIMA's Angaben von dem Vorkommen einer kleinschuppigen und einer grosschuppigen *Misgurnus*-Form auf Formosa bestätigen können. Die erstere gehört zu der *anguillicaudatus*-Gruppe, die zweitere zu der *mizolepis*-Gruppe.

Misgurnus anguillicaudatus formosanus nov. subsp.

MATERIAL :

Formosa, Candidius-See, 30-IX-1907. HANS SAUTER coll. 12 Ex., 61-106 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 10354; *Typexemplar* ♀ 106 mm).

An dem vorliegenden Material lassen sich die folgenden relativen Merkmale bestimmen :

Länge s. c. in mm.	61	66	67	68	69	69	70	70	71	74	79	106
Geschlecht	♂	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♀	♀	♀	♀
In % d. Länge s. c. :												
Grösste Körperhöhe	13,4	13,6	14,3	13,2	14,5	13,0	13,1	13,8	13,3	14,9	13,9	14,1
Kopflänge	18,0	17,1	17,5	18,7	17,7	17,8	17,2	17,4	18,3	17,6	17,7	16,8
Prädorsalabstand	57,5	57,6	56,5	57,4	56,5	56,5	55,8	57,0	57,4	56,7	55,1	55,7
Abstand P -V.	42,7	41,2	43,2	41,2	43,2	42,1	42,9	42,9	43,6	43,3	41,8	43,2
D.-Basis	8,2	8,6	9,1	8,5	8,8	8,8	8,6	8,6	8,5	9,5	8,6	8,2
A.-Basis	6,9	8,2	8,3	8,5	8,1	8,1	7,6	8,0	7,8	6,9	7,6	7,6
Körperbreite	9,2	9,7	9,2	9,4	10,9	9,1	8,6	9,3	9,3	10,3	9,1	10,7
P.-Länge	13,8	14,7	15,4	11,7	14,5	12,8	14,3	11,0	11,8	11,7	11,6	10,9
V.-Länge	8,7	7,9	7,8	8,4	8,7	8,6	8,9	7,6	8,6	8,2	8,5	7,6
Länge des Schwanzstiels	16,1	16,7	17,5	15,4	14,5	17,4	16,4	17,1	15,5	16,9	18,7	18,4
Höhe des Schwanzstiels	11,5	10,6	11,0	10,3	11,3	10,4	10,4	11,4	11,3	11,4	11,4	12,3

Länge s. c. in mm.	61	66	67	68	69	69	70	70	71	74	79	106
Geschlecht	♂	♂	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♀	♀	♀	♀
In % d. Schwanzstiellänge :												
Höhe des Schwanzstiels	71,5	63,7	63,2	66,7	78,0	60,0	63,5	66,7	72,7	68,0	60,9	66,7
In % d. Kopflänge :												
Kopfbreite	52,8	56,6	54,7	53,5	57,4	54,5	54,1	55,7	53,0	56,2	51,8	61,8
In Kopflänge :												
Körperbreite	1,9	1,8	1,9	1,9	1,6	2,0	2,0	1,9	2,0	1,7	1,9	1,5
Schnauze	2,8	2,4	2,7	2,3	2,7	2,5	2,4	2,7	2,6	2,5	2,8	2,5
Auge	6,1	6,3	5,7	6,4	6,1	6,2	6,0	6,1	6,5	5,9	7,0	6,5
Zweite Maxillarbartel	3,34	3,43	3,26	3,17	3,94	3,73	3,53	3,13	3,26	3,26	3,50	3,02
Auge *in Schnauze*	2,2	2,6	2,1	2,5	2,3	2,5	2,5	2,3	2,5	2,4	2,5	2,9
Auge *in Augenabstand*	1,0	1,1	1,1	1,0	1,1	1,2	1,2	1,0	1,3	1,2	1,1	1,4
In % d. Abstand P.-V. :												
P.-Länge	32,3	35,8	36,2	28,6	33,6	30,4	33,4	25,7	23,1	27,2	27,8	25,1
V.-Länge	20,4	19,1	18,3	20,3	20,1	20,4	20,7	17,1	15,0	19,0	20,3	17,5

Die relative Schuppenlänge (vgl. Fig. 2) beträgt 12,3, 11,6, 11,2, 11,8, 12,3, 13,8, 12,1, 12,1, 12,0, 12,8, 12,0 bzw. 12,7 (Schwankung 11,2-13,8, Mittel 12,2), der Schuppenindex 1,25, 1,25, 1,25, 1,23, 131, 1,19, 1,31, 1,31, 1,42, 1,19, 1,15, 1,29 (Schwankung 1,15-1,42, Mittel 1,26).

Mit Bezug auf die Färbung ist bei den vorliegenden Exemplaren ein leichter Unterschied von den japanischen darin vorhanden, dass auf dem Rücken und den Körperseiten — besonders am Schwanzstiel — meistens grössere Flecken vorhanden sind; die bei den japanischen Stücken erwähnten dunklen Makeln am Rücken sind auch grösser und kräftiger.

Nach den oben angeführten Tatsachen lässt sich feststellen, dass der formosanische Schlammpeitzger von *anguillicaudatus*-Typus in vielen Hinsichten mit *a. rubripinnis* völlig übereinzustimmen scheint. Das geht z. B. aus dem folgenden Vergleich der Schwankung und des Mittels einiger Proportionen hervor (die Angaben betreffs *rubripinnis* in Klammern angeführt).

In % d. Länge s. c. : Prädorsalabstand *var.* 55,1-57,6 *med.* 56,6 (*var.* 55,6-

59,1, *med.* 57,6), Abstand P.-V. *var.* 41,2-43,6, *med.* 42,6 (*var.* 40,8-44,7, *med.* 42,8), D.-Basis *var.* 8,2-9,5, *med.* 8,7 (*var.* 8,6-9,9, *med.* 9,2), A.-Basis *var.* 6,9-8,5, *med.* 7,8 (*var.* 7,5-8,6, *med.* 8,2), grösste Körperbreite *var.* 8,6-10,9, *med.* 9,6 (*var.* 8,6-10,5, *med.* 9,5). In % d. Kopflänge : grösste Kopfbreite

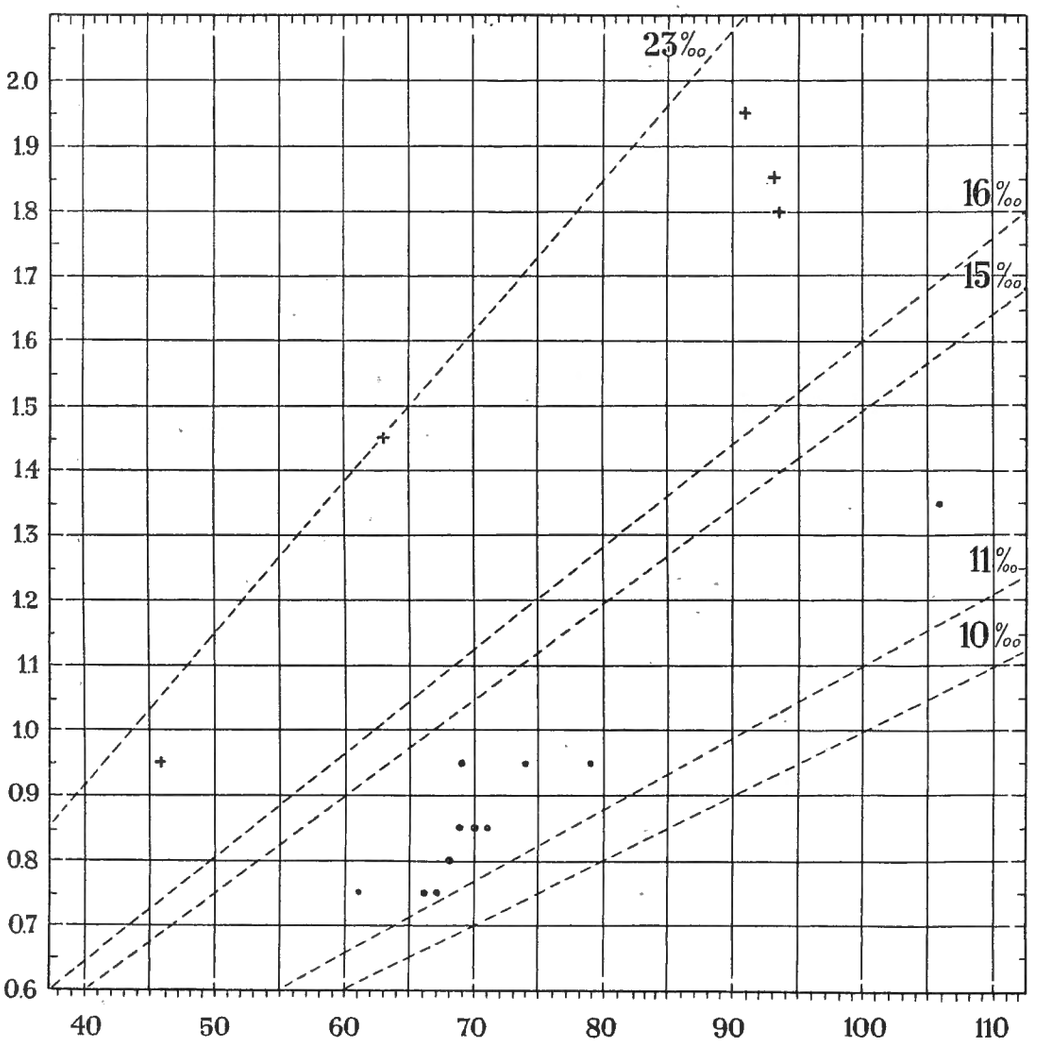


FIG. 2. — Die exakte Schuppenlänge von *Misgurnus anguillicaudatus formosanus* REND. (•) und *M. mizolepis mizolepis* aus Formosa (+) Die Schuppenlänge transversal, die Länge s.c. der Exemplare horizontal in mm abgesetzt.

var. 51,8-61,8, *med.* 55,2 (*var.* 50,0-59,7, *med.* 54,7). In Kopflänge : Körperbreite *var.* 1,5-2,0, *med.* 1,8 (*var.* 1,7-2,2, *med.* 1,9), Schnauze *var.* 2,3-2,8, *med.* 2,3 (*var.* 2,5-2,6, *med.* 2,6), Auge *var.* 5,9-7,0, *med.* 6,2 (*var.* 6,7-8,5, *med.* 7,0), zweite Maxillarbartel *var.* 3,02-3,94, *med.* 3,38 (*var.* 2,75-3,38, *med.* 3,01). Auge

in Schnauze *var.* 2,1-2,9, *med.* 2,4 (*var.* 2,4-3,3, *med.* 2,7), Auge in Augenabstand *var.* 1,0-1,4, *med.* 1,1 (*var.* 1,1-1,4, *med.* 1,3).

Wenn die Formosa-Exemplare mit Bezug auf die obigen Merkmale mit *rubripinnis* übereinstimmen, muss aber zugleich bemerkt werden, dass die japanische Form in denselben Hinsichten sich von den chinesischen Formen nicht zu unterscheiden scheint.

Wir wollen nun zu einem Vergleich mit den dem *rubripinnis* subspezifisch charakteristischen Merkmalen übergehen.

Einige dieser Merkmale scheinen bei Exemplaren aus Formosa und Japan ungefähr übereinzustimmen, in % der Länge s. c. ist somit die relative Kopflänge bei den ersteren *var.* 16,8-18,7, med. 17,3, bei den letzteren *var.* 16,8-18,8, *med.* 17,7, die P.-Länge (♀) *var.* 10,9-11,8, *med.* 11,6 bzw. *var.* 11,3-11,7, *med.* 11,5 und die V.-Länge (♀) *var.* 7,6-8,6, *med.* 8,2 bzw. *var.* 7,8-8,5, *med.* 8,1.

Mit Bezug auf die übrigen, subspezifisch bedeutungsvollen Kennzeichen kann eine kleine, durchschnittliche Verschiedenheit bemerkt werden : grösste Körperhöhe in % der Länge s. c. Formosa-Ex. *var.* 13,0-14,9, *med.* 23,8 (Japan-Ex. *var.* 12,4-14,5, *med.* 12,0), Länge des Schwanzstiels in % der Länge s. c. F.-Ex. *var.* 14,5-18,7, *med.* 16,7 (J.-Ex. *var.* 16,4-18,3, *med.* 17,2), Höhe des Schwanzstiels in % der Länge s. c. F.-Ex. *var.* 10,3-12,3, *med.* 11,1 (J.-Ex. *var.* 9,4-12,5, *med.* 10,9), Höhe des Schwanzstiels in % der Länge desselben F.-Ex. *var.* 60,0-78,0, *med.* 66,8 (J.-Ex. *var.* 55,0-59,7, *med.* 54,7), relative Schuppenlänge F.-Ex. *var.* 11,2-13,8, *med.* 12,2 (J.-Ex. *var.* 7,7-14,6, *med.* 10,6).

In Anbetracht des mir zum Gebote stehenden geringen Materials von Formosa, würde ich trotz der letztgenaanten Abweichungen den *anguillicaudatus* von Formosa als mit der japanischen Form identisch angesehen haben, wenn nicht die festzustellenden Abweichungen alle eine ähnliche Tendenz der Abweichung zeigten, die kaum als ein Resultat der Zufälligkeit betrachtet werden kann.

Misgurnus mizolepis mizolepis Günth.

MATERIAL :

Formosa, Kagi, 5-31-VIII-1907. HANS SAUTER coll. 5 Ex., 46-93,5 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 10355).

Formosa, HANS SAUTER coll. In Tausch von Mus. Nat. d'Hist. Naturelle, Paris, erworben. 1 Ex., 79,5 mm s. c. (Pisc. ex. Nr. 10356).

Von den vorliegenden Exemplaren ist das letztgenannte infolge Eintrocknens etwas eingeschrumpft, weshalb ich an demselben nur die Masse der Schuppen bestimmt habe.

Die relativen Masse dieser formosanischen *mizolepis*-Stücke sind die folgenden :

Länge s. c. in mm.	46	63	91	93	93,5
Geschlecht	♂	♂	♂	♀	♀
In % d. Länge s. c.:					
Grösste Körperhöhe	17,0	17,9	18,5	17,7	17,8
Kopflänge	20,2	19,4	17,1	16,5	16,8
Prädorsalabstand	56,5	57,2	55,0	54,0	56,7
Abstand P.-V.	42,2	44,5	45,0	45,2	43,4
D.-Basis	12,6	9,5	8,8	9,5	9,6
A.-Basis	8,8	9,5	9,5	8,6	9,7
Körperbreite	11,3	11,1	10,7	11,5	11,8
P.-Länge	17,4	15,5	16,5	12,9	12,9
V.-Länge	13,9	12,5	11,6	9,4	9,4
Länge des Schwanzstiels	13,5	15,2	15,4	14,5	13,9
Höhe des Schwanzstiels	15,2	15,9	16,3	16,3	16,0
In % d. Schwanzstiellänge:					
Höhe des Schwanzstiels	112,9	104,0	117,4	112,5	115,2
In % d. Abstandes P.-V.:					
P.-Länge	41,2	35,0	36,6	28,6	29,7
V.-Länge	29,4	28,2	25,8	20,7	21,8
In % der Kopflänge:					
Kopfbreite	53,7	56,6	57,7	57,1	60,5
In Kopflänge:					
Körperbreite	1,8	1,7	1,6	1,4	1,4
Schnauze	2,4	2,6	2,5	2,6	2,3
Auge	4,9	5,7	5,6	5,7	6,5
Zweite Maxillarbartel	1,66	—	1,66	1,71	1,64
Auge *in Schnauze*	2,0	2,2	2,2	2,2	2,8
Auge *in Augenabstand*	1,1	1,2	1,4	1,4	1,2
Relative Schuppenlänge	20,3	23,0	21,4	20,0	19,3
Schuppenindex	1,11	1,32	1,30	1,09	1,16

Es geht sowohl aus dem obigen, als auch aus der graphischen Darstellung der Schuppenlänge (Fig. 2) hervor, dass in den angeführten Hinsichten die formosanischen Exemplare mit den beiden von mir früher (RENDAHL, *l. c.*, 1934) untersuchten chinesischen Stücken des *mizolepis mizolepis* sehr gut übereinstimmen.

Wenn wir den Bau der Schuppen der letzteren und der Formosa-Exemplare vergleichen, lassen sich einige anfänglich recht auffallende Verschiedenheiten festellen, die aber, wie eine genauere Prüfung zeigt, anscheinend nur auf Wachstumsvorgänge und Altersabänderungen zurückzuführen sind.

Ein Vergleich von ein paar den Körperseiten unterhalb der D. entnommenen Schuppen von *M. mizolepis* (China, Tungtingsee) 166 mm s. c. und von *M. mizolepis* (Formosa) 63 mm s. c. ergibt folgendes.

Das Exemplar 166 mm, China. Schuppenlänge bei 30 × Vergr. 84 mm. Marginale (den Rand erreichende) Radien 95, zentrale (vom Nukleus entspringende) Radien 16, Circuli 21.

Das Exemplar 63 mm, Formosa. Schuppenlänge bei 30 × Vergr. 43,9 mm. Marginale Radien 41, zentrale Radien 13, Circuli 7.

Das aus radiären und konzentrischen Balken bestehende Gerüst erscheint somit bei den Formosa-Exemplaren viel undichter als bei den chinesischen Stücken. Man hat aber hier zu bemerken, dass mit dem Zuwachs der Schuppen einerseits immer neue Radien zwischen den alten eingeschaltet werden und andererseits die Anzahl der Circuli vermehrt wird.

In der Figur 3 habe ich in 30-maliger Vergrösserung rechts eine Schuppe des 63 mm langen Exemplars von Formosa abgebildet (*B*) und links in einem Ausschnitt einer Schuppe des 166 mm langen Exemplars aus dem Tungtingsee (*A*) mit einer weissen Linie den Umriss der vorigen Schuppe projiziiert. Man kann sich hier leicht davon überzeugen, dass der betreffende Abschnitt der grösseren Schuppe ziemlich dieselben strukturellen Verhältnisse wie die kleinere Schuppe darbietet. Die zentralen Radien sind, wie schon gesagt, 16 bezw. 13. Die marginalen Radien betragen 52 bezw. 41 und die Circuli 8 bezw. 7. Nach diesen Verhältnissen kann man nicht nur behaupten, dass allem Anschein nach der Schuppenbau bei den chinesischen und formosanischen *mizolepis*-Exemplaren übereinstimmt, sondern auch die Vermutung aussprechen, dass die Körperlänge des grossen Exemplars in einem dem Formosa-Stück entsprechenden Alter nur unbedeutend von der Länge des letzteren abgewichen haben kann.

Eine besondere Erwähnung verdienen die hier und in meiner früheren Arbeid angegebenen Masse des Schwanzstiels. In derselben bediente ich mich, um entsprechende Vergleichspunkte zu erhalten, der Messungsweise, dass ich die Höhe des Schwanzstiels (dicht hinter der A.-Ende) bis zur Basis der dorsalen Hautfalte berechnete. Dadurch wurde nämlich dargelegt, dass *mizolepis* im Vergleich mit *anguillicaudatus* auch, von dieser Falte abgesehen, einen relativ höheren Schwanzstiels besitzt. Da mich aber das vorliegende Material davon überzeugt hat, dass die betreffende Falte bei *mizolepis* immer wohlentwickelt ist,

habe ich hier die aus praktischem Grund vorzuziehende Methode benutzt, in der Schwanzstielshöhe die Dorsalfalte mit zu berechnen. Hierdurch habe ich für die Formosa-Exemplare höhere Werte als früher für die chinesischen bekommen. Auf entsprechende Weise gemessen verhalten sich bei den beiden vorliegenden chinesischen Stücken die betreffenden Proportionen wie folgt :

Länge s. c. in mm	166	177
Höhe des Schwanzstiels in % der Länge s. c. ...	14,5	16,9
Höhe des Schwanzstiels in % seiner Länge	94,1	102,0

Die Färbung der Formosa-Exemplare ist auf Rücken und Seiten bräunlichgrau mit dichter, feiner und unregelmässiger dunkler Punktierung, auf dem Bauch einfarbig hell.

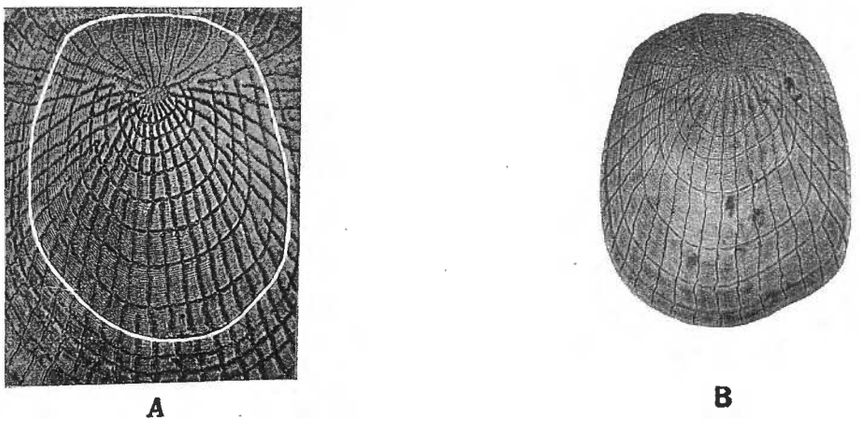


FIG. 3. — *A* = Zentraler Teil einer Schuppe von *M. mizolepis* (China, Tungtingsee, 166 mm s.c.); *B* = Schuppe von *M. mizolepis* (Formosa, 63 mm s.c.). Mikrophoto. Vergr. 30 ×.

Beim Vergleich dieser Form mit dem *anguillicaudatus* von Formosa hat OSHIMA, wie gesagt, die grössere Bartellänge des *mizolepis* hervorgehoben. Ich habe die Richtigkeit dieser Beobachtung bestätigen können.

Die Länge der zweiten (längsten) Maxillarbartel ist somit in der Kopflänge bei *anguillicaudatus rubripinnis* aus Hondo 2,75-3,38 (Mittel 3,01) mal, bei *anguillicaudatus formosanus* aus Formosa 3,02-3,94 (Mittel 3,38) mal, bei *mizolepis mizolepis* aus Formosa 1,64-1,71 (Mittel 1,67) mal, bei 2 Ex. des *m. mizolepis* aus China 2,07 und 1,73 mal, bei 2 Ex. des *m. fukien* aus China 2,36 und 2,72 mal, bei 3 Ex. des *m. hainan* aus Hainan 1,97, 2,75 und 2,80 mal enthalten.

Bei der Untersuchung des vorliegenden Materials habe ich einen weiteren, recht interessanten Unterschied zwischen *anguillicaudatus* und *mizolepis* nachweisen können. Schon früher habe ich (RENDAHL, *l. c.*, 1930 und 1933) die eigentümliche Ausbildung des zweiten Pektoralstrahls bei den Männchen von *Cobitis* und *Misgurnus* besprochen. Von der letztgenannten Gattung dienten mir dann Exemplare des *M. erikssoni* als Untersuchungsmaterial. Die morphologischen

Verhältnisse des genannten Strahls entsprechen bei den *anguillicaudatus*-Formen gut den von mir bei *erikssoni* nachgewiesenen (Fig. 4A und RENDAHL, 1930, Fig. 24). Bei *M. m. mizolepis* (Fig. 4B) besitzt die *Lamina circularis* (*lam. circ.*) des Dorsalschenkels nicht mehr die bei *anguillicaudatus* und *erikssoni* vorkommende, abgerundete Form, sondern hat die Gestalt einer von der Längsachse des Strahls rechtwinklig ausgehenden, länglichen Knochenscheibe von recht ansehnliche Länge. Der *Processus musculus adductoris superficialis* (*proc. m. add. sup.*) ist sehr kräftig entwickelt.

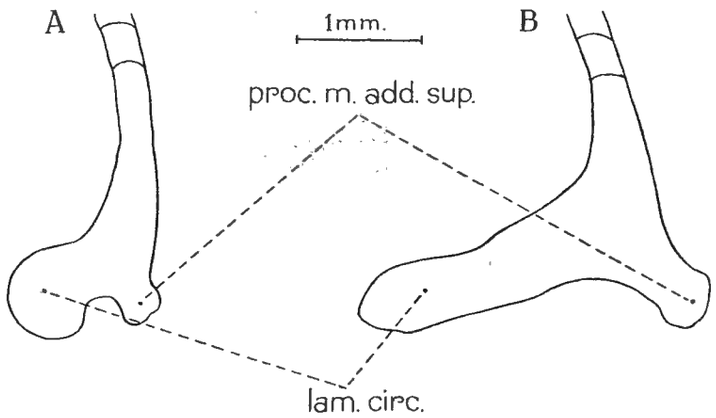


FIG. 4. — Proximalteil des 2. Strahls der Brustflosse beim ♂ von A *Misgurnus anguillicaudatus formosanus* REND. (66 mm s.c.) und B *M. mizolepis mizolepis* GÜNTH. (91 mm s.c.). Dorsalansicht des Dorsalschenkels.

LITERATURVERZEICHNIS

BERG, L. S. (1907), A Review of the Cobitoid Fishes of the Basin of the Amur. (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, Bd. 32, S. 435.)

GÜNTHER, A. (1868), Catalogue of the Fishes in the British Museum, Bd. 7, S. 345-346.

JORDAN, D. S. & FOWLER, H. W. (1903), A Review of the *Cobitidae* or Loaches of the Rivers of Japan. (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, Bd. 26, S. 765.)

JORDAN, D. S. & SNYDER, J. O. (1906), On a Species of Loach; *Misgurnus Decemcirrosus* (Basilewsky) from Northern China. (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, Bd. 30, S. 833.)

OSHIMA, M. (1919), Contributions to the Study of the Fresh-water Fishes of the Island of Formosa. (*Ann. Carnegie Museum*, Bd. 12, S. 169.)

RENDAHL, H. (1930), Einige Bemerkungen über den Schultergürtel und die Brustflossenmuskulatur einiger Cobitiden. (*Ark. f. zool.*, Bd. 21 A, No. 16.)

— (1933), Weitere Untersuchungen über den Schultergürtel und die Brustflossenmuskulatur der Cobitiden. (*Ark. f. zool.*, Bd. 25 A, No. 10.)

— (1934), Untersuchungen über die chinesischen Formen der Gattung Misgurnus. (*Acta Zool. Fennica*, 16.)

SCHLEGEL, H. (1850), Pisces, S. 220-221, Taf. 103, Fig. 1 & 3. In SIEBOLD'S *Fauna Japonica*. Leyden.

LA BIPOLARITE DE LA FAUNE MARINE ET LES DONNEES ACTUELLES DE LA GENETIQUE

Suivi de considérations générales sur les relations de la taxonomie avec la physiologie et la génétique,

PAR

J. STROHL (Zurich).

Il pourrait sembler que le problème de la distribution bipolaire des organismes marins — si contradictoirement discuté depuis le temps même où, en 1886, il a été soulevé par H. Théel — gagnerait à être laissé en repos. Car, certainement, toute conclusion générale concernant la théorie de la bipolarité serait aujourd'hui encore prématurée. Mais, d'autre part — et l'exposé récent (1935, pp. 277 et 324) de M. Sven Ekman est là pour nous mettre en garde à ce sujet —, les temps sont passés où l'on pouvait purement et simplement dénier le droit à l'existence à une théorie de ce genre. Peut-être bien l'éminent et vénéré professeur d'Arcy W. Thompson lui-même ne voudrait-il plus soutenir aujourd'hui avec la même fougue le point de vue négatif développé devant la Société royale d'Édimbourg en 1898. Certes, récemment encore, M. Marcel Prenant, en discutant l'hypothèse de la bipolarité dans sa *Géographie des Animaux* (1933), — après avoir cité le cas de l'espèce *Sagitta hamata*, qui s'est révélée être un cosmopolite bathyal ne se présentant en surface que dans les eaux froides et dont la distribution bipolaire n'est par conséquent qu'apparente, — ajoutait : « Restent quelques cas, destinés peut-être à se résoudre de même ». C'est là, semble-t-il, une conclusion un peu trop sommaire, et il y a lieu, je crois, de lui préférer une attitude comme celle prise en 1909 par M. Paul Pelseneer, lorsqu'il constatait, à propos de la bipolarité, que *toute* théorie était tributaire d'arguments et d'objections, et qu'il lui semblait, quant à la théorie de la bipolarité, que, pour le moment, les objections l'emportaient par leur poids sur les arguments. Voilà un point de vue d'autant plus heureux que nous nous voyons ainsi tout naturellement imposer l'obligation de contrôler de temps en temps l'état de nos balances et de vérifier la qualité des mesures appliquées. C'est ce qu'il y a tout particulièrement

lieu, sans doute, de faire aujourd'hui après l'exposé d'arguments nouveaux aussi nombreux que ceux mis en avant, ces derniers temps, en faveur de la théorie de la bipolarité, par les zoologistes russes Deriugin, Berg et d'autres.

Il peut notamment aussi y avoir grand profit à examiner de plus près tout côté spécial de cette théorie pouvant être mis en rapport avec des découvertes récentes d'ordre expérimental.

Cela pourrait être tenté, par exemple, vis-à-vis du phénomène si intéressant de la répartition géographique de l'Appendiculaire *Fritillaria borealis*, établie par Lohmann en 1905. Par sa forme *typica*, cette espèce présente une distribution géographique bipolaire, tandis que les formes *sargassi* et *intermedia* se rencontrent dans les eaux chaudes de la région tropicale ou dans les eaux tempérées des régions intermédiaires. Ces deux dernières formes se distinguent de la forme *typica* par de légères modifications morphologiques : elles sont un peu plus petites, ont les ovaires situés du côté gauche et les muscles de la région caudale obtus, tandis que chez la forme *typica* l'ovaire se trouve situé dans la ligne médiane du corps et les muscles de la queue se terminent en pointe effilée.

Or, de pareilles différences sont fréquentes en génétique entre une espèce typique et une mutation qui en surgit. Ces variations peuvent de plus s'accompagner d'une disposition particulière pour un certain optimum de température, différent pour la mutation et pour l'espèce-souche. Nous avons décrit récemment, M. W. Köhler et moi (1935 *a*), des faits de ce genre, observés et étudiés au laboratoire zoologique de l'Université de Zurich. Parmi les élevages d'une certaine race noire du microlépidoptère *Ephestia kühniella* est apparue une mutation brune caractérisée par une diminution de la production d'œufs et une réduction de la durée de vie des imagos. Or, il s'est trouvé que cette mutation brune présente en même temps une tendance à survivance marquée dans une température plus élevée (25°) que celle où vit de préférence la race noire (18°). La constatation de pareils facteurs climatériques avait été faite précédemment par N. W. Timoféeff-Ressowsky (1933), pour deux espèces de Drosophiles à distribution cosmopolite, dont l'une, *melanogaster*, est plus répandue dans les régions tempérées, et l'autre, *funebris*, est plus fréquente dans les régions froides. Les expériences d'élevage entreprises par M. Timoféeff lui ont prouvé que les œufs de *Dr. melanogaster* présentent, à une température de 25 degrés, un pourcentage double d'éclosions que ceux de *Dr. funebris* et, d'autre part, qu'à une température de 15 degrés on constate une éclosion plus forte d'œufs de *Dr. funebris* que de *Dr. melanogaster*. Dans ce cas, les caractères morphologiques et constitutionnels de deux espèces, ou bien, dans notre cas d'*Ephestia Kühniella*, les caractères de deux races se trouvent par conséquent liés à certaines dispositions différentes vis-à-vis de la température. Cela peut être décisif pour la distribution géographique de ces espèces et de ces races, ainsi que le prouve le cas de *Dr. melanogaster* et *funebris*.

Il me semble qu'il y a lieu de tenir compte de pareilles expériences lors de l'interprétation de phénomènes tels que ceux de la distribution bipolaire de certains organismes marins. Bien que se rapportant à des organismes terrestres d'un

tout autre groupe du règne animal, la validité de ces constatations ne saurait ne pas être étendue aux organismes marins. Car il s'agit bien ici de phénomènes de biologie générale.

Or, en essayant d'appliquer les constatations en question aux faits exposés tout à l'heure à propos de la distribution de *Fritillaria borealis*, on se heurte à une difficulté provenant d'un point faible propre aujourd'hui encore à beaucoup de données de la taxonomie. Quelle est, des trois formes *typica*, *intermedia* et *sargassi*, qu'on peut distinguer chez *Fritillaria borealis*, celle qui doit être être considérée comme primitive, antérieure aux autres? Ou bien, toutes les trois dérivent-elles peut-être d'une souche commune encore inconnue, éventuellement disparue? Selon Lohmann, la forme *typica* — à distribution nettement bipolaire — serait le type constant, et la forme *sargassi* représenterait un type variable sans doute dérivé de la forme *typica*. *Fritillaria borealis* devrait être considérée comme une espèce à distribution cosmopolite et en voie de ségrégation en diverses races géographiques, dont l'une, la forme *sargassi*, serait particulièrement adaptée aux températures élevées. Ce serait là une interprétation qui d'ailleurs viendrait à l'appui de la conception de Derjugin, d'après qui les espèces bipolaires seraient de préférence des formes primitivement cosmopolites (1).

Il y a, toutefois, une autre explication possible encore, premièrement émise par Kükenthal, à savoir que la forme *typica* aurait deux fois surgi de la forme *sargassi*, répandue dans les eaux équatoriales. La distribution bipolaire de la forme *typica* constituerait donc un phénomène de convergence, analogue aux aberrations coloratives qu'on voit apparaître chez des papillons dont les chrysalides ont été exposées à certaines actions de la température.

En réalité, ni l'une ni l'autre de ces deux hypothèses n'est suffisamment bien fondée pour permettre d'en tirer des conclusions certaines. Il faudrait pour cela pouvoir établir nettement quelles relations génétiques existent entre les diverses variétés constatées chez *Fritillaria borealis*. Alors seulement on aurait quelque chance de mieux comprendre la valeur des variétés en cause.

Mais quelle que soit la filiation génétique des variétés de *Fritillaria borealis*, il est des plus probable que c'est par la voie des mutations — réalisées dans nos expériences sur *Ephestia* aussi — que les variétés de l'Appendiculaire en question ont fait leur apparition. Leur répartition géographique n'a plus été alors qu'une fonction du temps. Car une fois apparue dans une population, une pareille mutation peut parfaitement se maintenir et prendre peu à peu, par l'effet de la sélection, le dessus sur la forme-souche. W. Ludwig a, en effet, établi, par un calcul récent, qu'au cas où une mutation présente un avantage d'un millième sur la population dont elle est issue, — c'est-à-dire que s'il ne meurt que 999 individus

(1) Cette ségrégation spécifique bipolaire ne semble, d'ailleurs, pas être un phénomène isolé et limité à l'espèce *Fritillaria borealis*. Des cas analogues ont été signalés par Hj. Broch (en 1914) chez l'Hydraire *Plumularia pinnata*; par A. Schellenberg (en 1925) chez *Ampelisca brevicornis*, appartenant à une si intéressante famille de Crustacés amphipodes, et par divers auteurs pour d'autres groupes zoologiques encore. (Voir, à ce sujet, l'exposé de M. Sven Ekman, 1935, p. 335.)

de la mutation, alors qu'il en meurt 1,000 de la forme-souche, — cela suffit pour assurer à la mutation — à raison d'une fertilité de 50 descendants d'un couple — une densité égale à la forme-souche au bout de 300 générations et le remplacement presque complet de cette forme-souche par la mutation au bout de 300 autres générations. Or, la disposition favorable à un nouvel optimum de température constitue sûrement un avantage de beaucoup supérieur à un millième. (Voir aussi Rensch, 1933, pp. 66 et suiv.).

Il est d'ailleurs bon, je crois, de se rendre compte un instant, à propos du problème de la bipolarité, des méthodes qui sont en cause lors de l'établissement de pareilles constatations biogéographiques. C'est avant tout l'état donné de la taxonomie dans un certain groupe d'organismes qui décide de l'orientation de faits tels que ceux qui sont à la base de toute théorie concernant la biogéographie. Or, le procédé taxonomique est comparable, dans beaucoup de groupes, à l'établissement d'une chronique faunistique, c'est-à-dire que ce procédé présente, dans ces cas, un caractère essentiellement statique. La succession chronologique des descriptions l'emporte, en effet, dans certains groupes zoologiques où les documents paléontologiques sont rares, sur la compréhension des relations naturelles qui existent entre les formes décrites. Ainsi, dans le cas qui nous occupe, — la faune des invertébrés marins, — le fait que la connaissance des régions septentrionales a précédé de beaucoup celle des régions antarctiques n'a sans doute pas été sans importance sur l'état du tableau taxonomique des deux faunes correspondantes. Combien de fois, en effet, des formes types ne se trouvent-elles pas parmi les éléments de la faune arctique et les variétés parmi ceux de la faune antarctique ! Le tableau ci-dessous en contient quelques exemples :

GROUPE ZOOLOGIQUE	FORME SEPTENTRIONALE	FORME ANTARCTIQUE
Annélides Polychètes.	*Maldane Sarsi* MALMGREN, décrite en 1865-1867.	*M. Sarsi* var. *antarctica* ARWIDSSON, décrite en 1911.
»	*Notoproctus oculatus* ARWIDSSON, décrite en 1907.	*N. oculatus* var. *antarctica* ARWIDSSON, décrite en 1911.
Vers Géphyriens.	*Priapulus caudatus* LAMARCK, décrite en 1816.	*Pr. caudatus* f. *tuberculato-spinosus* BAIRD, décrite en 1868.
Échinodermes Holothurides.	*Psolus squamatus* (O. F. MÜLLER-KOREN), décrite en 1776-1844.	*Ps. squamatus* var. *segregatus* R. PERRIER, décrite en 1905.
Crustacés Cumacés.	*Campilaspis verrucosa* G. O. SARS, décrite en 1866.	*C. verrucosa* var. *antarctica* CALMAN (*), décrite en 1907.
Mollusques prosobranches.	*Puncturella noachina* (L.), décrite en 1771.	*P. noachina* var. *princeps* (MIGH. et ADAM.) var. *galeata* (GOULD), décrites en 1841 et 1846.

(*) Cette variété a été considérée par Stebbing (*Das Tierreich*, Cumacea, 1913, p. 199) comme une espèce distincte.

Toutes les formes antarctiques figurant dans ce tableau ont été décrites après les formes septentrionales correspondantes. Elles sont devenues alors, en taxonomie, des variétés des espèces septentrionales. L'inverse aurait peut-être eu lieu dans l'un ou dans l'autre cas si la forme antarctique avait été connue la première. Cela ne revient toutefois pas à dire que toute forme antarctique décrite ultérieurement comme variation d'une forme septentrionale connue en premier lieu ne le soit pas avec raison au point de vue taxonomique, indépendamment de la succession chronologique des descriptions. Le cas du *Notoproctus oculatus* et de sa variété antarctique, décrite à quatre ans d'intervalle par le même auteur, est là pour nous en avertir, et de même la revision très méticuleuse, entreprise en 1911 par Théel, de la position taxonomique du *Priapulus caudatus* et de sa variété *tuberculato-spinosus*.

Mais, pourtant, il y a lieu de se rappeler que le terme de variété en taxonomie, du point de vue de la méthode employée à son discernement, ne correspond pas nécessairement à la conception de variété au sens de la génétique. Pareil état de choses, maintenues en discordance, ne peut que nuire à l'établissement d'un ensemble harmonieux des connaissances sur ce que nous sommes en droit d'appeler le « Système de la Nature », pour employer une expression récemment remise en honneur par M. W. T. Calman(1935, p. 153). Mais en tâchant de rapprocher et d'unir autant que possible les deux méthodes en cause, l'une descriptive, l'autre expérimentale, on a de grandes chances de voir jaillir une source de clarté nouvelle, inattendue et des plus vives.

D'ailleurs, dès le début des préoccupations taxonomiques, après que John Ray eut établi l'instrument de travail indispensable à ce genre de recherches, à savoir la conception de l'espèce biologique, ce concept s'est trouvé étroitement lié au critérium de la relation généalogique existant dans un groupe donné d'organismes. Des individus appartenant à une espèce donnée devaient descendre de parents du même type, c'est-à-dire être le produit d'une reproduction sexuelle. A la longue, il est vrai, cette relation entre la taxonomie et la génétique n'a pu être maintenue. On ne pouvait constater pareille relation généalogique que dans des cas exceptionnels. En général, c'était là un critérium impossible à vérifier, cela notamment pour les faunes fossiles ou pour les animaux des grandes profondeurs de la mer. Aussi n'était-ce qu'une conséquence naturelle tirée d'un état réel depuis longtemps existant que de voir, par exemple, Döderlein, dans son étude de 1902, renoncer à cet élément généalogique dans la définition du concept de l'espèce et tenter une définition d'où cet élément était absent. Une pareille définition nouvelle n'était toutefois qu'un expédient, certes des plus méritoires, mais de nature assurément éphémère, puisqu'il y a bien, en réalité, un élément génétique au fond du concept de l'espèce. Nous n'arrivons pas, il est vrai, à le définir avec précision actuellement encore.

Il suffit, toutefois, pour le moment, de nous rendre compte qu'une espèce taxonomiquement établie n'est pas représentée par un ou quelques exemplaires empaillés ou conservés dans quelque galerie de Musée, mais bien par une multi-

tude d'individus aux manifestations vitales nettes et des plus variées, pour qu'aussitôt cet élément génétique gagne en importance et en plasticité dans nos calculs.

A l'état adulte d'un animal donné, c'est l'ensemble du fonctionnement physiologique qui nous rappelle cette réalité. Celle-ci, d'ailleurs, n'est pas sans avoir son importance au point de vue biogéographique aussi, ainsi que j'ai eu l'occasion de le développer ailleurs (1921) et ainsi que Robson (1929) le fait entrevoir, à son tour, dans les chapitres III et IV de son excellent exposé sur la notion de l'espèce. Je ne voudrais ici insister que sur le fait suivant, qui fut dégagé, il y a vingt ans, par H. Eisig, sans avoir attiré jusqu'à présent l'attention qu'il mériterait. Plus, dans un groupe donné d'organismes, un organe est variable au point de vue morphologique (et par conséquent au point de vue physiologique aussi), plus il a de chance de ne figurer que comme critérium d'une espèce de ce groupe, tandis que moins il est variable, plus il conviendra pour caractériser le groupe tout entier, soit la famille ou l'ordre. C'est le cas, par exemple, parmi les organes des Polychètes, pour les néphridies, qui sont très variables dans la famille des Capitellides et très peu variables, au contraire, dans celle des Ariciides. Ceci peut parfaitement avoir sa répercussion sur la distribution géographique de l'un ou de l'autre groupe et sur son degré d'adaptation au milieu extérieur.

Mais la relation intime des valeurs taxonomiques et des valeurs morpho-physiologiques d'un organe ou d'un ensemble d'organes a sa source dans les profondeurs du mécanisme qui commande aux variations et que la biologie générale s'efforce précisément d'étudier par la voie de la génétique. Et d'ailleurs, les recherches d'embryogénie physiologique, consciemment inaugurées ces derniers temps, nous mettent en présence du même problème au cours de l'ontogénèse. J'ai exposé ailleurs (Strohl, 1936) le but et l'importance de ces recherches. Ici je voudrais attirer l'attention sur certaines conséquences qu'on peut espérer en voir tirées un jour au profit de la taxonomie.

Chacun des divers caractères qui font la particularité d'une espèce est commandé par plusieurs gènes (polygénie). D'autre part, chaque gène semble participer au contrôle de plusieurs caractères, autrement dit être de nature pléiotrope ou polyphénétique.

Je ne m'arrêterai pas ici devant le problème de la réalité du phénomène pléiotrope. C'est là une question de génétique pure. Elle a été discutée dans une note spéciale récente (Strohl-Koehler, 1935 *b*). Mais j'insisterai sur l'importance de cette nature pléiotrope des gènes pour la taxonomie, et par cela même pour certains phénomènes de distribution géographique.

En effet, dans les cas où un gène pléiotrope détermine à la fois divers caractères morphologiques nouveaux et de plus une disposition particulière pour un optimum de température, l'organisme porteur de ce gène aura évidemment des chances de vie favorables dans un milieu présentant cet optimum de température, sans que pour cela les caractères morphologiques de la nouvelle variété aient eux-

mêmes nécessairement une importance essentielle dans cette nouvelle ambiance. Mais leur importance n'est pour cela pas moindre au point de vue de la biologie générale. Car le gène qui les détermine est un des éléments conditionnant le milieu génotypique de la variété, c'est-à-dire l'ensemble de sa constitution génétique. Or, ce milieu génotypique peut être décisif pour ce que Timoféeff (1934) a appelé le degré d'expressivité ou de pénétration que peut présenter la manifestation des caractères contrôlés par les divers gènes. Un certain milieu génotypique peut même, d'après les constatations de Timoféeff et d'autres, rendre plus ou moins dominant un caractère qui, dans un autre milieu génotypique, a été nettement récessif.

Appliquée à la notion de la pléiotropie des gènes, cette constatation permet d'entrevoir que des caractères restés sans importance dans une situation donnée peuvent acquérir soudain une grande importance, si, grâce à la présence du gène qui les détermine, un autre gène, ultérieurement introduit ou modifié, arrive à se maintenir, et si par hasard celui-ci commande à son tour à des caractères complémentaires de ceux qui dans la combinaison précédente n'avaient pas joué de rôle essentiel. Autrement dit, cela signifie qu'une certaine combinaison de gènes, déterminant par ses caractères morphologiques et physiologiques la nature taxonomique d'une espèce ou d'une race donnée, peut contenir des éléments provisoirement indifférents, mais dont la présence peut devenir décisive pour l'affirmation d'éléments génétiques nouveaux survenus ultérieurement dans un même milieu génotypique, par suite de mutation ou de croisement. Cet état des choses peut en plus s'accompagner de nouvelles dispositions vis-à-vis de l'ambiance extérieure et acquérir ainsi une valeur biogéographique.

Pareille corrélation des facteurs constitutifs et biologiques permet de mieux entrevoir les rapports étroits existant entre deux domaines des plus importants en biologie : la taxonomie et la génétique. Dans le cas de la bipolarité des faunes marines, cette constatation nous engage à faire plus de crédit au dynamisme créateur et adaptatif des variations et à nous méfier davantage, au contraire, de cette échappatoire que constitue parfois une explication de données biogéographiques qui fait appel à des espèces-reliques ou à des réductions d'aires.

Université de Zurich.

BIBLIOGRAPHIE DES TRAVAUX CITES

ARWIDSSON, IVAR, 1911, Die Maldaniden. (*Wissensch. Erg. d. Schwedischen Südpolar-expedition*, 1901-1903, Bd. 6, Lfg. 6.)

BERG, L. S., 1920, La distribution bipolaire des organismes et l'époque glaciaire. (*Bull. Acad. Sc. Russie* [6], t. XIV [en russe].)

—. 1932, Die bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit. (*Zoogeographica*, vol. I. Jena.)

CALMAN, W. T., 1935, The meaning of biological classification. Presidential address. (*Proc. Linn. Soc. London Sess.*, 147.)

DERJUGIN, K., 1915, Le cosmopolitisme et la théorie de la bipolarité, dans : « La Faune du golfe de Kola et les conditions de son existence. » (*Mém. Acad. impér. Sciences, Cl. Sc. phys.-math.* [8²], t. XXXIV, n° 1, pp. 854-875 [en russe].)

— 1927, La distribution bipolaire des organismes marins. (*Bull. Inst. Océanogr.*, n° 495. Monaco.)

DÖDERLEIN, L., 1902, Ueber die Beziehungen nahverwandter Formen zu einander. (*Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop.*, t. IV.)

EISIG, H., 1914, Zur Systematik, Anatomie und Morphologie der Ariciiden nebst Beiträgen zur generellen Systematik. (*Mitteil. Zool. Stat. Neapel*, t. XXI.)

EKMAN, SVEN, 1923, Ueber Psolus squamatus und verwandte Arten. Zugleich ein Beitrag zur Bipolaritätsfrage. (*Arkiv för Zoologi*, Bd. 12, n° 5.)

— 1935, Tiergeographie des Meeres. Leipzig.

KÜKENTHAL, W., 1906-1907, Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes in ihren gegenseitigen Beziehungen. (*Veröffentlichungen Inst. f. Meereskunde*. Berlin, Heft 11.)

LOHMANN, H., 1905, Die Appendicularien des arktischen und antarktischen Gebietes, ihre Beziehungen zueinander und zu den Arten des Gebiets der warmen Ströme. (*Zool. Jahrb.*, Suppl., Bd. 8.)

LUDWIG, W., 1933, Der Effekt der Selektion bei Mutationen geringen Selektionswertes. (*Biolog. Centralbl.*, t. LIII.)

PELSENEER, P., 1909, A propos de la bipolarité. (*Bull. Sc. France-Belgique*, t. XLIII.)

PRENANT, M., 1933, Géographie des Animaux. Armand Colin, Paris.

RENSCH, B., 1933, Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. (*Verhdl. Deutsch. Zool. Ges. — Zool. Anz.* Suppl., Bd. 6.)

ROBSON, G. C., 1928, The Species Problem. Edinburgh-London.

STROHL, J., 1921, Physiologische Gesichtspunkte in der Tiergeographie. (*Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich*, t. LXVI.)

— 1936, L'embryogénie physiologique. Livre en l'honneur du Prof^r E.-L. Bouvier, à paraître à Paris en 1936.

STROHL, J. et W. KOEHLER, 1935*a*, Die Wirkung eines pleiotropen Gens auf Färbung, Lebensdauer und Fortpflanzungsfähigkeit der Imago bei der Mehlmotte *Ephestia Kühniella* Z. (*Nachrichten von der Gesellsch. Wissensch. Goettingen Math. physik. Kl. Biologie*, Bd. 2, n° 2.)

— 1935*b*, Wesen und Bedeutung der Pleiotropie oder Polyphaenie. (*Actes Soc. Helv. Sc. Nat. Einsiedeln*, 1935.)

THÉEL, HJ., 1886, Report on the *Holothurioidea*, etc. (*Challenger Rep.*, vol. XIV.)

— 1911, Priapulids and Sipunculids dredged by the Swedisch Antarktic Exped. 1901-1903 and the Phenomenon of Bipolarity. (*Kg. Sv. Vetenskap. Handlingar*, Bd. 47.)

THOMPSON, D'ARCY WENTWORTH, 1900, On a supposed Resemblance between the Marine Faunas of the Arctic and Antarctic Regions. (Read May 2, 1898.) (*Proc. R. Soc. Edinburgh*, vol. XXII.)

TIMOFÉÉFF-RESSOVSKY, N. W., 1933, Ueber die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* Meigen und *Drosophila funebris Fabricius* (*Diptera, Muscidae acalypterae*) unter verschiedenen Zuchtbedingungen, im Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten. (*Arch. f. Naturgesch. N. F.*, 2.)

— 1934, Ueber den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. (*Nachrichten von d. Gesellsch. d. Wissensch. Goettingen Math. Physik. Kl. Biologie*, Bd. 1, n° 6.)

LE PIED DE L'HOMME

(ESSAI ANTHROPOLOGIQUE)

PAR

Serge FRECHKOP (Bruxelles).

---

1. La plupart des naturalistes modernes pensent qu'il est nécessaire, dans l'évolution ayant donné l'origine à l'Homme, d'admettre un stade de grand Singe anthropomorphe précédant immédiatement le stade définitif (1). Cette hypothèse, formulée pour la première fois par HUXLEY (1863), est fondée sur la ressemblance qui existe entre les grands Anthropoïdes (2) et l'Homme.

Mais jusqu'à quel point cette ressemblance doit-elle être attribuée à la parenté et jusqu'où peut-elle être due à l'action des lois formatives communes? Enfin, cette ressemblance est-elle si grande qu'elle le paraît à première vue?

En ce qui concerne l'action d'une loi commune dans l'évolution de deux groupes de Primates génétiquement très éloignés l'un de l'autre, SIR ARTHUR KEITH (1934, pp. 46-47) en voit un exemple dans la ressemblance de la forme du crâne, du cerveau et du cou chez le petit Singe platyrrhinien, le Saïmiri (*Chrysothrix*), et chez l'Homme. Le même auteur ne montre pas, cependant, pourquoi une explication analogue n'est pas applicable au cas de la ressemblance entre l'Homme et les Anthropoïdes; mais il est clair que c'est la présomption de leur parenté qui exclut cette possibilité dans la pensée de l'auteur. Car l'hypothèse de HUXLEY se trouve à la base des schémas phylogénétiques de SIR ARTHUR KEITH,

---

(1) Suivant beaucoup d'auteurs, il aurait suffit, pour que l'Homme apparaisse sur la Terre, qu'un grand Singe descendît des arbres. Ainsi, par exemple, BROOM (1935, p. 54) s'exprime à ce sujet ainsi : « What has clearly happened is that a large heavily built ape — probably larger than the chimpanzee — ceased to be mainly arboreal and became a cave dweller ».

(2) Dans le présent essai nous entendons par Anthropoïdes le Gorille, le Chimpanzé et l'Orang-outan, trois genres autrement appelés les Anthropomorphes. Par petits Anthropoïdes, nous entendons les Gibbons (*Hylobatidae*). Les Singes en général figureront sous le nom des Simiens, *Simiae* (nec *Simiidae !*). Cette désignation permet d'éviter la divergence de nomenclature avec les ouvrages récents que nous citons plus loin.

ainsi qu'à la base de tous les schémas dressés antérieurement par d'autres naturalistes et cités par cet auteur.

Remarquons, à propos de ces schémas phylogénétiques, — dressés au cours des trois quarts de siècle écoulés depuis que fut émise l'idée de l'origine commune de l'Homme et des Singes (DARWIN, 1859), — que l'essentiel qui les distingue l'un de l'autre consiste, à notre point de vue, dans l'ordre de la bifurcation de la branche des Anthropoïdes; cet ordre exprime les vues de chacun des auteurs de ces schémas sur la parenté immédiate de l'Homme avec tel ou tel Anthropoïde.

Si l'on examine ces schémas (reproduits dans l'ouvrage récent de SIR A. KEITH) en faisant abstraction de la forme et de la longueur des lignes qui

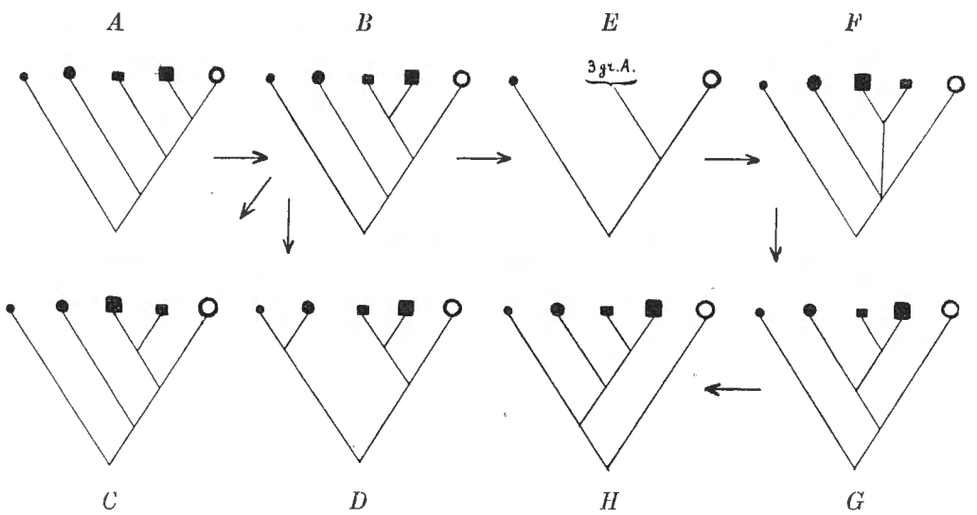


FIG. 1. — Graphique montrant l'ordre de la bifurcation des branches correspondant à divers genres de Primates dans les schémas des auteurs suivants : *A* = G. ELLIOT SMITH; *B* = HAECKEL (son premier schéma) et Sir A. KEITH (1900); *C* = E. DUBOIS; *D* = HAECKEL (son second schéma); *E* = C. TATE REGAN; *F* = W. K. GREGORY; *G* = Sir A. KEITH (son second schéma) et A. SCHULTZ; *H* = H. F. OSBORN.

LÉGENDE. — *Ronds noirs : petit* = Gibbon, *grand* = Orang-Outan; *rectangles noirs : petit* = Chimpanzé, *grand* = Gorille; *rondelle blanche* = Homme.

y sont tracées (3) et du choix arbitraire du tronc « principal » fait par chacun des auteurs de ces schémas, et si l'on ne tient compte que de l'ordre des bifurcations de la branche des Anthropoïdes dans ces schémas, ces derniers se résument par le graphique ci-dessus (fig. 1).

Notre graphique représente, en outre, le développement logique du sens

(3) Il nous est difficile d'admettre, avec SIR A. KEITH (*op. cit.*, p. 8), qu'un « pedigree » est dépourvu de valeur scientifique s'il n'est pas « daté », c'est-à-dire, projeté sur le plan d'une échelle chronologique; du moment qu'il indique la succession des formes, sa valeur morphologique reste toujours effective.

intime de ces schémas, sans tenir compte de l'ordre chronologique de leur création. On y voit que plus on se rend compte de ce que la ressemblance entre tous les Anthropoïdes est quand même plus grande qu'entre chacun d'eux et l'Homme, d'autant plus ressort leur unité génétique, unité qui les sépare de l'Homme.

Les affinités morphologiques plus étroites entre les Gibbons et l'Orang-outan, que fait ressortir le second schéma phylogénétique de HAECKEL, les données d'A. SCHULTZ (1926), la classification générique des Primates de R. ANTHONY et F. COUPIN (1931), etc., d'une part, et les caractères gibbonoïdes que COOLIDGE (1933) et nous-même (1935) avons constatés chez le Chimpanzé de l'espèce *Pan paniscus*, d'autre part, nous conduisent à voir dans le schéma d'OSBORN (1928) celui qui se rapproche plus que les autres de la réalité (4).

Les travaux des auteurs dont nous venons d'examiner les schémas, les ouvrages, bien connus de tout le monde, de R. WIEDERSHEIM (1893), de W. LECHE (1909), etc., ainsi que les nombreuses recherches plus spéciales des anatomistes, des zoologistes, des paléontologistes et des anthropologistes, ont beaucoup contribué à démontrer la *parenté* de l'Homme avec les Anthropoïdes d'après la *ressemblance* morphologique (5).

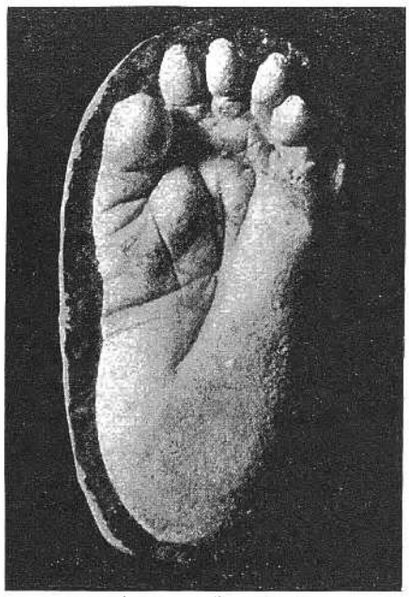


FIG. 2. — Moulage de la plante du pied du *Gorilla beringei*. (EX : ABEL, 1931.)

Nous limitons notre tâche à l'examen de la question de savoir combien est grande la *ressemblance* entre le pied du premier et les pieds des seconds; en d'autres mots, la question qui nous intéresse pour l'instant est celle-ci : la structure du pied humain témoigne-t-elle d'un stade d'Anthropoïde parcouru par l'évolution phylogénétique de l'Homme?

2. Parmi les Anthropoïdes, c'est le Gorille des montagnes, *Gorilla beringei* MATSCHIE, qui a certainement — de toutes les espèces de Singes — le pied le plus ressemblant (fig. 2) à celui de l'Homme. Remarquons immédiatement que

(4) SIR ARTHUR KEITH, au contraire, voit dans le schéma du Prof^r H. F. OSBORN plutôt l'expression d'un idéal que celle de la réalité.

(5) Certains auteurs, pour démontrer la *parenté*, évaluent le degré de la ressemblance entre divers genres d'animaux d'après le *nombre* de caractères communs chez les formes comparées. Ce n'est pas que le calcul ne soit une méthode exacte, mais l'analyse qualitative de chaque caractère séparément nous semble plus adéquate aux problèmes de la morphologie comparative et aux conclusions phylogénétiques qu'on peut en déduire.

chez les Anthropoïdes, plus le grand orteil (*hallux*) est capable de s'écarter des autres orteils et de s'opposer à ceux-ci, c'est-à-dire plus leur pied est *transformé* en un organe préhensil et ressemble à une *main* humaine, moins il ressemble à un *pied* humain.

Dans un tout autre ordre de Mammifères, il existe une espèce dont l'empreinte du pied (de l'extrémité postérieure) a donné origine à la légende, répandue parmi les indigènes du Sud de l'île de Sumatra, de l'existence d'un être mystérieux qui laisse sur le sol des traces de petits pieds humains. Cet être mystérieux, appelé par les indigènes « Orang-Pandak », se révéla aux yeux de la science comme étant l'Ours malais, *Ursus* (*Helarctos*) *malayanus* RAFFLES, ainsi que l'a démontré DAMMERMAN (1924) (6).

Le Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique ayant reçu des moulages en plomb coulé dans les traces de l'« Orang-Pandak » (7), nous avons pu, en comparant ces moulages avec les plantes des pieds d'un jeune spécimen d'Ours malais, conservé dans l'alcool (8), nous assurer de l'exactitude de l'explication donnée par le Dr DAMMERMAN. En même temps, nous étions frappés par la ressemblance du moulage de la patte postérieure de l'Ours malais (fig. 3*b*) avec un pied d'Homme de petite taille.

Cela s'explique d'autant plus aisément que les indigènes de Sumatra prennent les traces de l'Ours pour celles d'un être humain, que : 1° les traces de l'Ours par terre peuvent ne pas comporter les empreintes des griffes, et que 2° l'Ours prend souvent la position bipède, de sorte que les empreintes des pattes antérieures, très différentes (fig. 3*a*) des postérieures, peuvent être absentes sur le sol.

Dans le cas du Gorille des montagnes, la ressemblance de son pied avec celui de l'Homme peut être attribuée à l'unité génétique de l'ordre des Primates; dans le cas de l'Ours malais, ceci est exclu, et l'on est immédiatement porté à l'apprécier comme un cas de parallélisme, d'isomorphisme, de « homaeomorphie ». C'est cela qui rend cette ressemblance particulièrement intéressante; car dans le cas du Gorille, le pied ressemblant à celui de l'Homme fut acquis au cours de l'évolution d'un groupe de Mammifères, dont la caractéristique principale s'exprime par le nom de *Quadrumanes*; tandis que dans le cas de l'Ours, un pied

---

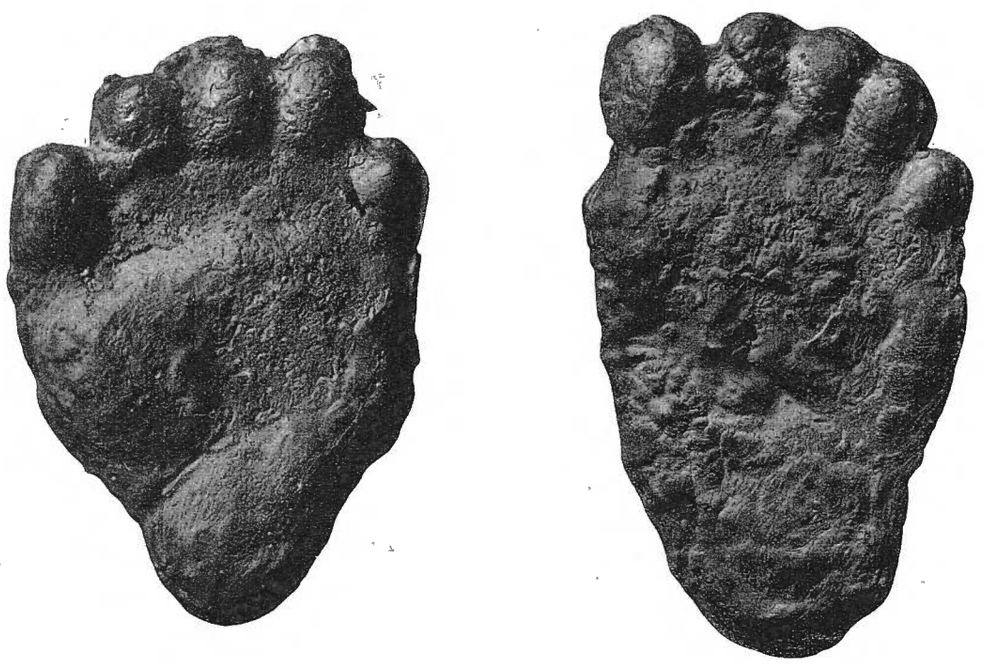
(6) Suivant le Dr DAMMERMAN, l'Orang-outan est exterminé ou devenu rare dans le Sud de Sumatra et la population s'y fait de fausses idées à son sujet; cet auteur donne l'explication de la légende et de l'étymologie du nom indigène (« Pandak » ou « Pendek » veut dire « nain »).

(7) Ces moulages ont été envoyés, en 1933, par M. H. R. ROOKMAKER, Résident à Atjeh (Sumatra), qui a collé sur le verso des moulages des étiquettes avec l'inscription suivante : « Voorpoot » et « Achterpoot. Orang Pendek, Palembang, 1925. *De Tropische Natuur*, 1924, n° 12. *De Orang pendek van Sumatra*, artikel van Dr K. W. Dammerman. Hoofd van het Zoologisch Museum te Buitenzorg. »

(8) C'est un des trois Oursons rapportés vivants par S. M. le Roi Léopold III du voyage en Extrême-Orient en 1932.

de forme analogue fut acquis au cours de l'évolution d'un groupe qui se caractérise par quatre pattes *plantigrades*, armées de griffes et ayant la tendance à réduire le pouce et le gros orteil (9), plutôt que d'en former un pouce ou un gros orteil opposable aux autres doigts ou orteils.

3. L'adaptation à la vie sur les arbres n'a pas provoqué chez les Ours le développement d'un *hallux* opposable, la fixation sur les branches étant chez eux assurée par des griffes fortement développées et par la largeur de la plante des



A *B*

FIG. 3. — Moulages en plomb coulé dans les traces des pattes de l'Ours malais.
A = patte antérieure ; *B* = patte postérieure.

pieds (10). L'Ours malais étant une des espèces les plus arboricoles et les plus végétariennes parmi les *Ursidae*, la plantigradie n'a fait que s'accentuer davan-

---

(9) Chez les Carnivores digitigrades, — comme on le sait, — la *plantigradie* des Ours présente, au point de vue morphologique, le point de départ d'une évolution aboutissant à la *digitigradie* des Canidés et des Félidés, la forme du pied de certains Mustélidés et Viverridés présentant des états intermédiaires. Cette gradation morphologique n'est pas, cependant, la reproduction de la succession des stades phylogénétiques, car le pied de l'Ours peut être considéré comme étant spécialisé au même degré que celui du Chien, mais dans un sens diamétralement opposé à celui de ce dernier.

(10) Chez les Félidés, la réduction de la surface plantaire est compensée par l'augmentation de l'efficacité des griffes.

tage chez cette espèce : les pelotes plantaires ont fusionné en une sole plus ou moins unie, sauf les bouts des orteils, présentant chacun une pelote séparée.

D'autre part, l'opposabilité du gros orteil (*hallux*) est certainement une *adaptation* à la vie arboricole, aussi bien chez les Primates que chez les Marsupiaux, c'est-à-dire un état *secondaire* par rapport à celui que présente une patte dont les orteils sont, au point de vue de la forme et de la fonction, plus ou moins équivalents [11].

Or, comme le rappelle BROOM (1935) [12], la transformation, chez les Marsupiaux, du pied arboricole en forme de main en un pied terrestre à large sole est suivie d'une réduction du gros orteil et, ensuite, de sa disparition définitive; le retour à la vie arboricole, comme l'a fait ressortir, sur l'exemple des Kanguroos arboricoles, DOLLO, conformément au principe de l'*irréversibilité de l'évolution* qu'il a établi, n'amène pas la restitution du gros orteil.

Nous ne connaissons pas d'exemple de perte du *hallux* chez les Primates, mais bien un phénomène analogue concernant le *pollex* dans le membre antérieur du *Colobus* (fig. 4) [13] et de l'*Ateles* (fig. 5) [14]. Dans ce cas, de même que dans le cas du gros orteil des Marsupiaux, *la réduction et la suppression du pouce est secondaire à son opposabilité*. La tendance à réduire le gros orteil ressort des dimensions de celui-ci dans le pied de l'Orang-outan (fig. 6 E).

Si le *Gorilla beringei* a le gros orteil moins écarté des autres orteils et moins opposable que chez d'autres Anthropoïdes, devons-nous y voir un *retour* de l'évolution à un état plus primitif, ou bien y voir tout simplement un *état réellement plus primitif* dans le pied du premier?

En admettant la possibilité d'un retour à un état plus primitif dans le pied des Anthropoïdes ou des Primates en général, nous ne serions pas logique en admettant une *irréversibilité de l'évolution* dans les cas du pied des Marsupiaux,

---

[11] Aucun des caractères typiques de la patte postérieure des Marsupiaux récents ne présente d'ailleurs la preuve d'un genre de vie arboricole primitif : le 4e orteil, le plus long, est propre à beaucoup de Reptiles et de Batraciens, bien que l'origine arboricole des derniers soit improbable; la syndactylie des orteils II et III n'est pas une adaptation *pour grimper* sur les arbres (cf. : GOODRICH, 1935), mais semble être *conditionnée* par le genre de vie arboricole et corrélative avec la prédominence du 4e orteil et avec l'opposabilité du 1er orteil (voir plus loin).

[12] BROOM, 1935, p. 53 : « When a light arboreal animal with a hind-hand becomes terrestrial the great toe never seems to take part in the support of the body, but to become reduced and then completely lost », etc. (Voyez la fig. à la page 54, *l. c.*)

[13] Le Colobe présente un bel exemple de parallélisme et aussi de la corrélation des caractères : le Prof^r O. ABEL (1931, p. 347, contexte de la fig. 252) fait ressortir l'*artiodactylie* de ce Singe; rappelons-nous que l'estomac des Colobes, de même que celui des Semnopithèques, présente une structure analogue avec celle de l'estomac des Ruminants.

[14] Suivant A. SCHULTZ (1926, p. 494), c'est une tendance largement répandue parmi les Primates arboricoles; aussi l'absence du pouce a-t-elle lieu parfois chez les Cercopithèques (voir la fig. à la page citée).

du pied des Périssodactyles, etc. Pour ce qui nous concerne, nous croyons avoir raison en voyant dans le cas du pied du Gorille des montagnes un stade de l'évolution de la forme du pied quand l'opposabilité du gros orteil n'est pas encore aussi fortement développée que chez d'autres Anthropoïdes ([15]), *l'opposabilité étant une tendance contraire à celle qui conduit à la formation d'un pied humain et à la station bipède,* comme il sera démontré plus loin.

FIG. 4. — Main (*a*) et pied (*b*) du *Colobus*, face palmaire et plantaire respectivement. (EX : ABEL, 1931.)

FIG. 5. — Main d'*Ateles*, face palmaire. (EX : ABEL, 1931.)

4. Pour ce qui concerne le pied humain, BROOM (1935) fait ressortir un trait particulier de sa structure qui, comme il l'observe, n'a pas été noté antérieurement. BROOM croit (*l. c.*, p. 53) que « the human foot has been derived from the foot of a heavily built ape which used the great toe for the support of the body in walking ». Il note plus loin (*ib.*, p. 54) que « Man seems to be the only mammal in which the hallux has come to be more important in bearing the weight of the body than the other toes, and there seems to be little doubt that the condition could not have arisen had man been directly descended from any

([15]) L'opposabilité du gros orteil chez le Gorille est peut-être même moins développée que chez certains *Cercopithecidae.*

of the Primates of the Eocene or Oligocene times. These are all small so far as is known », etc. Voilà donc la raison pour intercaler « a large heavily built ape » entre les Singes du Tertiaire et l'Homme et pour dévaluer, par la même occasion, un caractère cité préalablement comme une particularité de l'Homme ([16]).

Si l'on veut concevoir l'évolution du pied humain à la manière du Dr Broom et des Profs O. Abel, W. K. Gregory, Sir A. Keith, etc., il est nécessaire d'admettre la *réversibilité* de l'évolution par deux fois.

En premier lieu, par rapport à l'opposabilité du gros orteil (*hallux*).

Celui-ci a dû gagner, chez les ancêtres des Primates, à défaut de griffes et en présence d'ongles plus ou moins plats, la faculté de s'écarter le plus possible des autres orteils et de s'opposer à eux, afin que le pied puisse saisir la branche sur laquelle il a été appelé à s'appuyer. Suivant le schéma répandu de la provenance de l'Homme d'un ancêtre Anthropoïde, le gros orteil a dû, à nouveau, se rapprocher des autres orteils et devenir de moins en moins opposable, pour aboutir à la forme du pied humain.

Cependant, la tendance de l'évolution du pied des Anthropoïdes étant l'élaboration de la faculté de saisir les branches des arbres, le pied tend à gagner la forme semblable à celle que, chez lesLemuroïdes, le Prof[r] A. Forster (1933) appelle « pince », ou à celle que, par exemple, chez les *Cebidae*, les auteurs allemands appellent « Greifzangenfusz », « Klammerfusz »; c'est-à-dire que le pied tend à se diviser en deux lobes opposables.

Si l'on ne tient pas compte du nombre des doigts dans chacun des deux lobes qui constituent la « pince », cette structure est parfaitement exprimée dans le membre antérieur du Koala (*Phascolarctus*), dans les deux paires de membres des *Lorisidae*, etc. Notons que c'est de la division du pied en deux lobes opposables que résulte, chez les Marsupiaux, parallèlement avec le développement du gros orteil opposable et le développement prépondérant du quatrième orteil, — qui devient ainsi le principal antagoniste du *hallux*, — la réduction des orteils intermédiaires, dont la fonction peut être amoindrie jusqu'au rôle d'un « instrument de toilette » de l'animal ([17]). Parmi les Lémuroïdes, chez le *Perodicticus*, les

---

([16]) Ainsi, suivant Broom, la particularité du pied humain consiste dans le développement prépondérant du gros orteil. Ceci est en corrélation évidente, nous semble-t-il, avec l'allure bipède et la course sur les pointes des pieds, quand le poids du corps est transmis en premier lieu sur cet orteil. Le pied de l'Homme possède donc la potentialité d'une monodactylie *sui generis*. Qui a observé la locomotion des grands Anthropoïdes sait que leur pied ne prend jamais une position digitigrade, aussi rapide que soit leur locomotion; l'accélération de cette dernière conduit d'ailleurs toujours les Anthropoïdes à prendre l'allure quadrupède.

([17]) Les Marsupiaux chez lesquels le pied est moins spécialisé (cf. Goodrich, 1935), les orteils sont plus équivalents et il ne se forme pas d'appareil de « toilette » spécial. Ce ne sont pas les besoins de l'hygiène qui déterminent la réduction des orteils II et III. Dans d'autres groupes de Mammifères il existe d'autres dispositifs pour la toilette; ainsi nous trouvons chez le Castor le dédoublement de la griffe du second orteil, visant probablement le même rôle d'instrument de toilette.

mêmes orteils II et III (ainsi que les doigts II et III dans le membre antérieur) subissent également une réduction.

Parmi les Reptiles, le Caméleon a les extrémités présentant chacune une « pince », dont les deux bouts peuvent être considérés fonctionnellement équivalents, car l'animal saisit avec *un* des pieds une section de la branche sur laquelle il grimpe; ses pieds se placent, à la progression, l'un devant l'autre. Chez les Mammifères qui, pour grimper sur les arbres, sont obligés d'embrasser les branches ou le tronc de l'arbre, chaque *paire* de membres constitue elle-même une « pince ». Ainsi, le lobe *extérieur* d'une main ou d'un pied fonctionne comme l'antagoniste du lobe *extérieur* du membre du côté opposé, plutôt que comme l'antagoniste du lobe *interne* du même autopodium. Ceci détermine chez les Mammifères arboricoles l'état de choses suivant : *les deux lobes d'un autopodium ne s'équivalent, dès le début, ni par la quantité des doigts dans chacun d'eux* [18], *ni par la quantité du travail qui leur incombe.* Ceci conduit à ce que les lobes *internes* dans les extrémités de certains Mammifères arboricoles sont voués à la réduction.

En effet, nous voyons chez les Primates, parallèlement avec l'allongement des éléments du lobe extérieur de l'autopodium, — allongement qui correspond au passage de l'extrémité du type « pince » au type « crochet » [19], — la réduction du lobe interne constitué ici par le pollex ou le hallux :

1° Disparition du pouce dans la main du Singe platyrrhinien *Ateles*, dans celle du catarrhinien *Colobus*;

2° Réduction progressive de la longueur relative du gros orteil, si l'on passe du pied du Gorille à ceux du Chimpanzé et du Gibbon, puis à celui de l'Orang-outan (voir la fig. 6).

5. Ainsi, le sens dans lequel s'effectue l'évolution du pied des Anthropoïdes est orienté, tout d'abord, vers une structure à gros orteil capable de s'écarter des autres orteils; ensuite, vers une structure préhensile, à gros orteil opposable, communiquant au pied la forme d'une « main ».

Plus le lobe extérieur (orteils II-V) devient capable de s'enrouler autour d'une branche d'arbre, plus ses éléments deviennent longs et courbés [20] et plus réduit

---

[18] Les lobes interne et externe comportent, comme on le sait, respectivement 1 et 4 orteils dans le pied des Marsupiaux, 1 et 4 doigts dans la main de beaucoup d'entre eux et de la majorité des Primates, 2 et 3 dans la main du Koala (*Phascolarctus*); une tendance vers ce dernier état s'observe parfois aussi chez *Alouatta* (voir : MIDLO, 1934, p. 357.)

[19] « Hakenfusz » (ABEL, 1931). — Bien que dans les deux cas, l'extrémité fonctionne surtout comme organe de suspension, l'ascension des troncs d'arbres exige que les membres embrassent ces derniers; par rapport à cette dernière fonction des extrémités, la suspension se présente donc comme une fonction secondairement acquise.

[20] Voyez la courbure des os des phalanges chez l'Orang-outan; celle-ci nous a forcé d'indiquer par des lignes pointillées une position des orteils moins artificielle que celle qu'ils ont sur le dessin ayant servi d'original pour le dessin de la figure 6 ci-après.

le gros orteil (voyez le squelette du pied de l'Orang-outan sur la fig. 6) ([21]). Ainsi l'opposabilité du *hallux* comporte en elle-même la condamnation de celui-ci à la disparition. Ce paradoxe trouve son explication dans le fait que *plus préhensile devient le pied, plus reculé en arrière devient le gros orteil; de sorte qu'à l'opposition de celui-ci aux autres orteils participe de plus en plus le talon du pied.* L'état de spécialisation extrême — la limite d'une évolution adaptative dans ce sens — serait la suppression complète du gros orteil ([22]). Comparez, sous ce rapport, le pied de l'Orang-outan avec celui du Paresseux, *Cyclopes didactylus*, étudié par Böker (1932), et dans lequel la nature a même compensé la perte du

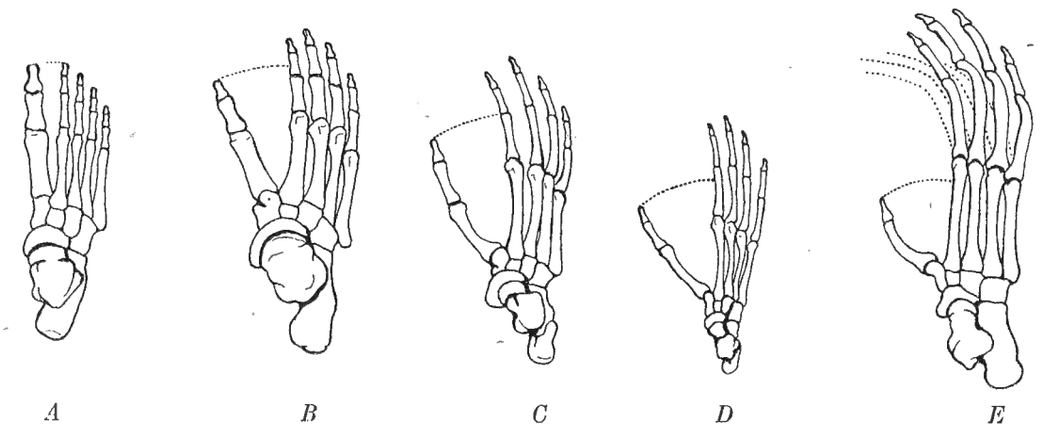


Fig. 6. — *Squelettes de pieds.*
A=de l'Homme; *B*=du Gorille; *C*=du Chimpanzé; *D*=du Gibbon; *E*=de l'Orang-outan.
Cette série montre l'accroissement de l'opposabilité du gros orteil
et la réduction de sa longueur.

hallux par un renforcement du talon *opposable* par des éléments squelettiques de nature secondaire (fig. 7).

Tenant compte de la tendance évidente du pied des Anthropoïdes et de l'état atteint par la main de l'*Ateles* et du *Colobus*, nous devrions, pour admettre une évolution allant de l'état du pied de l'Orang-outan à celui de l'Homme, en passant par celui du pied du Gorille (voir la fig. 6), admettre une loi présidant à l'évolution du pied des Primates, diamétralement opposée à celle qui régit l'évolution de la main chez les genres *Ateles* et *Colobus*.

Comme il ne nous paraît pas possible d'admettre la réversibilité de l'évolu-

---

([21]) Notez aussi la suppression du muscle long-fléchisseur du gros orteil chez l'Orang-outan. (Forster, 1924, p. 197.)

([22]) C'est pourquoi le jugement exact de Broom, qui dit (*op. cit.*, p. 54) : « had man been descended from an Eocene or Oligocene primate he would to-day have only four toes with the hallux lost », s'étend aussi, nous semble-t-il, sur la possibilité de la provenance de l'Homme d'un Anthropoïde.

tion pour déduire le type du pied humain de celui des Anthropoïdes, nous croyons pouvoir dire que *l'évolution du pied de l'Homme n'a jamais passé par un stade de pied d'Anthropoïdes*, les Gibbons y compris. Il nous paraît plus probable que le pied de l'Homme a dû passer par un état de structure plus généralisé, à partir duquel auraient pu se différencier les pieds des Gibbons et des Grands Anthropoïdes, d'une part, et le pied de l'Homme, d'autre part ([23]). En outre, le pied des Anthropoïdes, comme l'indique la gradation allant du pied du Gorille

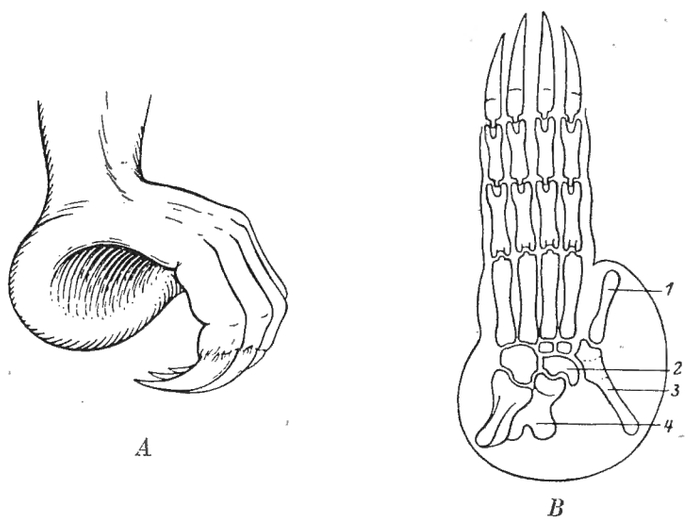


FIG. 7. — Le pied du Paresseux (*Cyclopes didactylus*). *A* = Vue externe du pied; *B* = Squelette du même pied; *1* = *Metatarsale* du gros orteil; *2* = *Os naviculaire*; *3* = *Os cuneiforme* et les os sesamoïdes; *4* = *Talus*. (Ex : BÖKER, 1932.)

à celui de l'Orang-outan, n'étant que *secondairement* arboricole, *le pied de l'Homme n'est pas*, d'autant plus, d'*origine arboricole*; ce qui n'empêche qu'une certaine potentialité d'évoluer dans le sens de l'adaptation à la vie arboricole soit, cependant, inhérente à sa structure et qu'elle se manifeste chez l'enfant et surtout chez le fœtus humain ([24]).

Il nous paraît étrange que des naturalistes aussi compétents que SIR A. KEITH, W. K. GREGORY, etc., non seulement ne remarquent pas qu'ils admettent, pour l'origine du pied de l'Homme, une gradation morphologique peu probable, mais y trouvent encore une explication pour la position verticale de l'Homme ([25]). C'est sous l'emprise de la même idée erronée que CH. MIDLO (1934), dans une exploration de grande précision, exprime, à titre d'une de ses conclusions, que : « Judged from the external appearance, man has a more primitive hand and a

([23]) Cf. SCHULTZ, 1926, pp. 496-497.
([24]) Cf. SCHULTZ, 1926, p. 498.
([25]) Cf. KEITH, *op. cit.*, p. 22.

more specialised foot than any of the Pongidae » ([26]). Ainsi, dans le cas unique où la main se présente sous la forme la plus parfaite d'une *extrémité débarrassée* de la fonction de *support* du poids du corps et adaptée uniquement à la préhension et au maniement des outils, l'auteur cité considère l'état de choses comme étant plus primitif que chez les Anthropoïdes ([27]); tandis qu'il envisage le pied resté uniquement organe de support et *n'ayant pas acquis* la fonction de la *préhension* comme présentant l'état le plus spécialisé.

Si l'on n'entend par *spécialisation* que la *séparation* des fonctions partagées entre divers organes, c'est alors l'Homme qui présente, parmi les Primates, les extrémités les plus spécialisées; mais si, en outre, on entend par spécialisation le *degré de l'écart d'un état primitif*, qui chez les Vertébrés terrestres est celui de deux paires d'extrémités plus ou moins équivalentes et servant toutes deux d'organes de support, c'est alors assurément la main de l'Homme qui se présente comme l'extrémité plus spécialisée, le pied ayant conservé sa fonction primitive.

FIG. 8. — Jeune Orang-outan. (EX : BREHM'S *Tierleben.*)

L'examen sans idée préconçue de ses propres schémas aurait certainement conduit MIDLO à des conclusions plutôt contraires à celle qui est citée plus haut et qui, heureusement, ne constitue la partie ni la plus originale, ni la plus précieuse de son beau travail.

6. Le second cas dans lequel il serait nécessaire d'admettre la réversibilité de l'évolution, si l'on se ralliait aux conceptions de la majorité des auteurs modernes, concerne les proportions des bras et des jambes. C'est ce qu'a remarqué le Prof[r] F. WOOD JONES, qui « bases his arguments against the derivation of man from the anthropoid stock upon the postulat of « Irreversi-

([26]) *Pongidae* est une des moins heureuses dénominations des grands singes Anthropoïdes.

([27]) L'extrémité antérieure des Anthropoïdes présentant la particularité que par terre elle s'appuie sur le côté dorsal de ses doigts, certaines considérations, que nous espérons pouvoir exposer plus spécialement, ne nous permettent pas non plus d'admettre le contraire, c'est-à-dire de voir dans la main des Anthropoïdes un état primitif (*i. e.* antérieur) par rapport à la main humaine.

bility of Evolution », upon the existence of irreversible trends of evolution, such as the lengthening of the arms ans the shortening of the legs in apes » ([28]). Pour autant qu'il s'agit d'extrémités d'Anthropoïde, F. Wood Jones nous semble avoir parfaitement raison.

Les auteurs de langue anglaise appellent les Singes qui voltigent dans les arbres d'une branche à l'autre en se suspendant principalement au moyen des extrémités antérieures (fig. 8) : « the brachiators ». Les extrémités postérieures de ces Singes ne participent que secondairement à leur locomotion, notamment pour « amarrer » pour quelques instants sur une branche leur corps, raccourci comme celui des Chauves-souris et des Oiseaux.

Le « brachiating » est, suivant Gregory (1934, p. 17), « carried to an extreme in the Orang-utan, in which the very short hind limbs are fitted for suspension rather than for upright progression ». Les Gibbons (*Hylobatidae*), qui ont des bras encore plus longs, ne peuvent pas être envisagés comme présentant le type du « brachiator » le plus prononcé, car, comme le dit le même auteur (*l. c.*, p. 16) : « In spite of the excessive length of his arms, the gibbon can run rapidly on his hind legs ».

L'Homme, par les proportions de ses membres, présente une tendance contraire aux « brachiators », et les auteurs sont d'accord pour le distinguer, sous ce rapport tout au moins, des Anthropoïdes; il se rapporte au type de structure à jambes plus longues que les bras, auquel Sir A. Keith applique actuellement le terme « cruriator ».

Comme les Gibbons sont les plus bipèdes, ou « orthogrades » ([29]), parmi les « brachiators », — car ils courent par terre en tenant les bras en l'air (fig. 9), comme le font certains oiseaux de leurs ailes en courant sur le sol, tandis que les grands Anthropoïdes prennent la position bipède avec moins d'aisance que les Ours et retombent, pour courir, « à quatre pattes », — on serait tenté de croire que la position bipède découle de l'allongement des bras : plus ils deviennent longs, par rapport aux extrémités postérieures, plus la position « pronograde » se transforme en une position « orthograde ». Donc, le Primate le plus « orthograde » devrait avoir les bras les plus longs.

Or, l'Homme, tout en ayant la position « orthograde » parfaite, est un « cruriator ».

([28]) Nous étant proposé l'examen de la question de l'origine anthropoïde du pied humain, nous ne nous occupons pas ici de la question de savoir comment le même auteur concilie le même postulat avec sa thèse de l'origine de l'Homme d'un ancêtre Tarsioïde, le pied extrêmement allongé et semi-digitigrade du *Tarsius* présentant un état d'extrémité très spécialisé. (Voir à ce sujet l'ouvrage de W. K. Gregory, 1934.)

([29]) Nous empruntons les termes « orthograde » et « pronograde » à Sir A. Keith; par orthograde on comprend une position verticale du corps; par pronograde, une position oblique.

Aurait-il donc fallu à l'Homme, pour être bipède, passer par un stade d'Anthropoïde, « brachiator »? Aurait-il donc acquis secondairement des bras relativement courts après les avoir eus d'une longueur allant des épaules aux talons, si la position bipède était l'état-limite de l'évolution dirigée dans le sens du « brachiator » de plus en plus parfait? Fallait-il là encore qu'une réversion de l'évolution des Anthropoïdes eût lieu? [30]. A l'exception des Anthropoïdes, la majorité des Simiens et des Lémuriens sont des « cruriators » bien prononcés et qui, au cours de l'évolution, n'ont pas dû passer par un stade d'Anthropoïde; pourquoi l'Homme seul serait-il devenu un « cruriator » après avoir eu des ancêtres qui, en tant qu'Anthropoïdes, auraient dû être des « brachiators »?

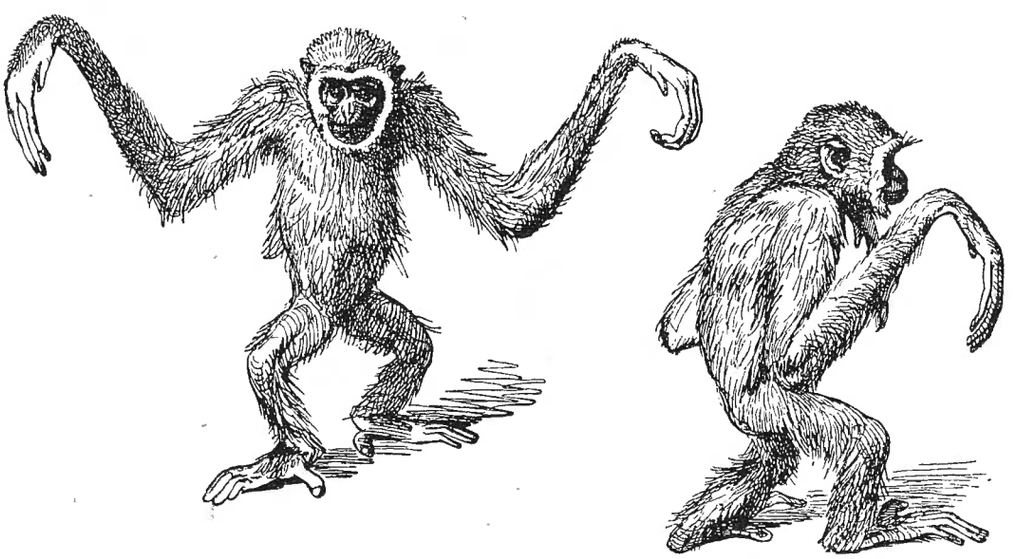


FIG. 9. — Gibbon en position bipède. (EX : BREHM'S *Tierleben*.)

Remarquons, d'autre part, que, comme le montre l'exemple des Ours, Mammifères secondairement arboricoles, rien n'impose l'idée d'attribuer la position bipède à une origine arboricole, cette position étant propre aussi à ceux des *Ursidae* qui, comme l'Ours blanc, ne grimpent jamais sur les arbres. Par contre, la position bipède semble être bien en corrélation avec la forme plantigrade du pied:

---

[30] La comparaison de l'Homme avec les Gibbons et les grands Anthropoïdes évoque la comparaison avec le cas analogue de la Girafe et de l'Antilope *Lithocranius*. Les deux Ruminants cueillent les feuilles des arbres; le cou et les membres antérieurs, extrêmement allongés, le permettent à la Girafe; l'Antilope-girafoïde, dont le cou n'est pas aussi allongé que chez la Girafe, ni les membres antérieurs plus longs que les postérieurs, cueille le feuillage en se tenant en position bipède, — attitude fréquente chez la Chèvre (*Capra*). Personne ne songerait à rapprocher génétiquement les genres *Giraffa* et *Lithocranius* ou d'envisager l'un d'eux comme la forme ancestrale de l'autre, l'*Okapia* étant un jalon de la voie suivie par l'évolution de la Girafe.

et lorsque celui-ci est chargé, comme dans le cas des Anthropoïdes, d'une nouvelle fonction, — de celle de la préhension, — son fonctionnement en fait d'organe de support devient insuffisant et rend difficile la position bipède ([31]).

7. Ainsi, pour ce qui concerne le *pied* de l'Homme, il nous semble certain que son évolution *a évité le stade d'Anthropoïdes*, les pieds de ces derniers présentant une adaptation à la vie arboricole, c'est-à-dire une modification secondaire. Le pied de l'Homme présente, sous ce rapport, un *état plus primitif*, analogue, par l'absence d'un stade préhensile dans sa phylogénie, au pied de l'Ours malais.

Il ne s'agit pas, nous semble-t-il, de l'ordre dans lequel on fait suivre, dans les schémas phylogénétiques, l'état d'Anthropoïde et l'état de l'Homme ([32]), mais principalement de la *divergence* de l'évolution qui a conduit à ces deux types différents, exactement comme dans le cas des pieds d'Ours et de Chien, cité antérieurement.

Toutefois, la structure du pied humain nous suggère que les formes semblables aux Anthropoïdes par la structure du pied et par les caractères corrélatifs à celle-ci doivent être rejetées en premier lieu de la lignée des ancêtres probables de l'Homme.

Ceci s'impose, nous semble-t-il, si l'on veut approcher le plus possible de la vérité concernant l'évolution morphologique de l'Homme.

Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique.

OUVRAGES CITES OU CONSULTES

ABEL, O., 1931, Die Stellung des Menschen im Ramen der Wirbeltiere. (G. Fischer, Jena.)

ANTHONY, R. et COUPIN, F., 1931, Tableau résumé d'une classification générique des Primates fossiles et actuels. (*Bull. Mus. nation. d'Hist. natur.* Paris, 2e série, t. III, n° 7.)

ANTHONY, R., 1902, L'Évolution du pied humain. (*Bull. et Mém. Soc. d'Anthopologie.* Paris [5], 3, pp. 818-835.)

BÖKER, H., 1932, Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien im Jahre 1928. — 1. Ueber sekundäres Klammerfuszklettern, pp. 2-17. — 4. Eichhörnchenaffen und Eichhörnchen, pp. 40-48. (*Morpholog. Jahrb.*, Bd. 70, Heft 1-2, Leipzig.)

([31]) Notons immédiatement que nous sommes loin de vouloir dire par là que les quadrupèdes proviennent des animaux bipèdes; mais il nous paraît évident que la préhensibilité est une qualité secondairement acquise par le pied, la position bipède pouvant, mais ne devant pas obligatoirement précéder dans l'évolution l'acquisition de la préhensibilité.

([32]) Cf. KEITH, *op. cit.*, p. 37.

BROOM, R., 1935, The Origin of the Human Foot. (*Annals of the Transvaal Museum*, vol. XVIII, pp. 53-54.)

COOLIDGE JR., H. J., 1933, Pan paniscus. Pigmy chimpanzee from South of the Congo River. (*Amer. Journ. of Physic. Anthropol.*, vol. XVIII, pp. 1-59.)

DAMMERMAN, K. W., 1924, De Orang Pandak van Sumatra. (*De Tropische Natuur*, Jaarg. XIII, afl. 12, pp. 177-182.)

DOLLO, L., 1899, Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles ? (*Trav. Stat. Zool. Wimereux*, vol. V, p. 7.)

ELLIOT SMITH, G., 1927, The Evolution of Man (2d ed.). (*Oxford University Press*. London, H. Milford.)

FORSTER, A., 1924, Étude sur l'Évolution du pied humain. La Voûte longitudinale. (*Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol.* Strasbourg, pp. 193-246.)

— 1933, La « pince palmaire » et la « pince plantaire » de *Perodicticus potto*. Étude d'adaptation squelettique et musculaire. (*Ib.*, t. XVII, pp. 181-246.)

FRAIPONT, CH., 1931, L'Évolution cérébrale des Primates et en particulier des Hominiens. (*Arch. Instit. Paléont. humaine*. Paris, *Mém.* 8, pp. 1-86.)

GOODRICH, E. S., 1935, Syndactyly in Marsupials. (*Proc. Zool. Soc. London*, pp. 175-178.)

GREGORY, W. K., 1934, Man's Place Among the Anthropoids. (*Oxford Clarendon Press.*)

HUXLEY, TH., 1863, Man's Place in Nature.

— 1868, De la place de l'Homme dans la nature. (*Trad. franç. par le Dr E. Dally*. Paris, Baillière et Fils.)

KEITH, SIR ARTHUR, 1934, The Construction of Man's Family Tree. (London, Watts & Co.)

LECHE, W., 1909, Människan, hennes uppkomst och utveckling. Stockholm. (Der Mensch. Sein Ursprung und seine Entwicklung, 2te Aufl. Jena, 1922.)

MIDLO, CH., 1934, Form of Hand and Foot in Primates. (*Amer. Journ. of Physic. Anthropol.*, vol. XIX, pp. 337-389.)

OSBORN, H. F., 1928, Recent Discoveries relating to the Origin and Antiquity of Man. (*Palaeobiologica*, vol. I, pp. 189-202.)

— 1929, Is the Ape-Man a Myth ? (*Human Biology*, vol. I, pp. 3-9.)

SCHULTZ, A., 1926, Fetal Growth of Man and Other Primates. (*The Quart. Review of Biology*, vol. I, pp. 465-521.)

— 1930, The Skeleton of the Trunk and Limbs of Higher Primates. (*Human Biology*, vol. II, pp. 303-438.)

SONNTAG, CH., 1924, The Morphology and Evolution of the Apes and Man. (London, J. Bale, Sons & Danielson, Ltd.)

TATE REGAN, C., 1930, The Evoultion of the Primates. (*Ann. & Mag. of Nat. Hist.*, vol. VI, p. 368.)

WESTENHÖFER, M., 1928, Der Gang des Gibbon in Beziehung zum Menschenfusz. (*Zeitschr. für Säugetierkunde*, Bd. III, pp. 278-283.)

WIEDERSHEIM, R., 1893, Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit. (2te Aufl. Freiburg i. B. und Leipzig.)

WOOD JONES, F., 1929, Man's Place among the Mammals. (London, E. Arnold & Co.)

RECHERCHES SUR QUELQUES PROBLEMES D'HISTOLOGIE THYROIDIENNE

PAR

H. de WINIWARTER (Liége).

Les nombreux travaux consacrés à la thyroïde ont certes apporté une ample moisson de faits; mais ils ne permettent pas encore de comprendre le fonctionnement de l'organe, ni de rattacher les formes pathologiques aux formes normales. Aussi doit-on considérer comme un progrès sensible la découverte, par F. Thomas, de « tests » morphologiques nouveaux à l'aide desquels on peut interpréter les diverses étapes du fonctionnement. L'auteur a réussi parce qu'il s'est astreint d'employer la seule méthode capable de mener au but : elle consiste à réunir un matériel considérable, bien sérié; à étudier d'abord systématiquement la thyroïde normale, aux divers âges, et, ensuite seulement, à tenir compte du matériel pathologique, à condition de le comparer constamment à des organes-contrôles de même âge.

Cette méthode est peut-être longue, mais elle a toujours abouti à des conclusions fermes dans le cadre desquelles les faits isolés s'intercalent pour ainsi dire d'eux-mêmes. Ajoutons que les recherches de Thomas portent sur l'homme et qu'il a reconnu de la sorte que les petits mammifères habituellement employés se prêtent beaucoup moins à cette étude. Ceci explique les désaccords entre les auteurs et peut-être aussi pourquoi les tests de Thomas ont si longtemps passé inaperçus.

Ses résultats sont loin d'être admis par les histologistes; aussi toute confirmation obtenue sur un matériel autre que la thyroïde humaine présente un incontestable intérêt.

C'est ce qui m'engage à publier des observations recueillies en partie sur une série d'embryons de Cobaye et de Chat qui m'ont servi pour l'histogenèse du thymus, en partie sur un matériel expérimental. Mes observations ne portent que

sur certains points, spécialement controversés, et par conséquent n'ont pas la prétention d'épuiser le sujet. Mais les arguments que j'apporte me paraissent concluants et susceptibles d'étayer les conclusions de THOMAS.

*
* *

Pour tout ce qui concerne matériel et méthodes employés, je renvoie aux publications antérieures auxquelles je viens de faire allusion.

I. — VACUOLES DE LA COLLOIDE.

On sait depuis longtemps que dans les préparations microscopiques de la thyroïde, la colloïde ne remplit pas toujours exactement l'espace délimité par l'épithélium. Cette disposition résulte de plusieurs causes. Tantôt la fixation détermine une rétraction de la colloïde, qui se détache de l'épithélium et fait apparaître entre les deux un vide plus ou moins accentué; le contour externe de la colloïde est le plus souvent festonné, en raison du sommet arrondi des cellules épithéliales et peut-être aussi de l'adhérence plus forte de la colloïde aux cloisons intercellulaires. Il s'agit donc d'un simple artefact, et ce n'est pas lui qui nous intéresse.

Tantôt le phénomène se rapporte à de véritables « vacuoles » qui surmontent les cellules épithéliales et proéminent plus ou moins dans la masse de la colloïde. Ces vacuoles n'ont rien de régulier : leurs dimensions peuvent varier d'un point à l'autre du pourtour folliculaire, comme leur nombre et même leur structure; car tantôt elles semblent constituées d'une substance plus fluide que la colloïde; tantôt elles paraissent vides, comme si le contenu n'avait pas été conservé.

Aussi, selon les cas, les vacuoles se colorent comme la colloïde, mais plus pâles; tantôt elles ne se colorent pas du tout et se présentent comme des orifices taillés à l'emporte-pièce aux dépens de la colloïde.

Ces vacuoles n'ont pris de l'importance que depuis que l'on a reconnu que la thyroïde était une glande endocrine. En effet, pour la majorité des auteurs (sauf pour BENSLEY), la colloïde représente le produit actif; aussi tous les auteurs se sont-ils efforcés de rechercher comment cette colloïde, accumulée par l'épithélium dans le follicule, parvient à passer dans les vaisseaux sanguins ou lymphatiques. Ce passage se conçoit facilement si l'on suppose que la colloïde, très dense et capable de se coaguler spontanément, se liquéfie pour être reprise par les cellules et rejetée dans le sang. Les vacuoles représenteraient précisément cette colloïde modifiée et ne seraient par conséquent que l'expression d'une excrétion active de colloïde hors du follicule.

Cette opinion a rallié la majorité des auteurs. ARON se base sur l'apparition des vacuoles pour noter, au cours du développement embryonnaire, l'époque où la thyroïde devient fonctionnelle. De même, pour apprécier la réaction thyroïdienne vis-à-vis des extraits hypophysaires. Et tout récemment encore, GUYÉNOT,

Ponse et Dottrens ont recours à ce même test pour évaluer le degré et le genre d'activité des extraits hypophysaires et autres qu'ils ont soumis à une enquête approfondie.

Au contraire, Thomas distingue soigneusement deux phases dans l'activité de la thyroïde : la première, la *sécrétion*, consiste dans la production de la colloïde; celle-ci s'accompagne de vacuoles qui seraient un pro-produit, très fluide et destiné à s'épaissir, de la colloïde. Les vacuoles sont d'autant plus abondantes que cette sécrétion est plus active; elles serviraient donc à mesurer en quelque sorte la rapidité et l'intensité de celle-ci.

La seconde phase comporte l'*excrétion* du produit endocrine; elle ne s'effectue qu'au niveau de certains territoires du follicule et s'accompagne d'images histologiques caractéristiques, mais différentes de celle de la sécrétion. Il n'est donc pas possible de confondre les deux processus, bien qu'ils puissent coexister dans un même follicule, mais répartis sur des territoires distincts.

On voit, par ce rapide exposé des diverses opinions proposées, que la question est d'importance; car la valeur des travaux précités est directement liée à l'interprétation des vacuoles; leurs conclusions ne sont valables que pour autant que les vacuoles possèdent la signification que chaque auteur leur attribue.

J'ai pensé que la méthode embryologique permettrait de trancher le débat, et c'est dans cette intention que j'ai repris mes embryons de Cobaye et de Chat. Il est indispensable de refaire brièvement l'histogenèse de la thyroïde, un peu différente dans chacune de ces deux espèces, afin de sérier les stades en toute certitude.

A. — COBAYE.

Chez des embryons de 21 à 23 jours, l'ébauche thyroïdienne se constitue et s'étale devant le larynx et les vaisseaux, qui descendent obliquement, en avant de celui-ci. L'ébauche se compose de quelques cordons grêles, formés le plus souvent de deux rangées de cellules. Ces cordons sont un peu plus épais et déjà anastomosés dans la portion médiane et inférieure; alors une ou deux assises de noyaux s'intercalent irrégulièrement entre les couches superficielles.

On n'observe que très rarement des pycnoses (si fréquentes dans le thymus); mais, par contre, de nombreuses divisions.

Chez les embryons de 24 jours, les cordons s'épaississent, surtout au niveau des futurs lobes latéraux. De nouvelles branches se forment, plus arrondies et plus régulièrement séparées par les capillaires, lesquels ont pris une grande extension. Beaucoup de mitoses. La rangée externe et continue de noyaux ovalaires ou circulaires ne constitue pas une zone palissadique nette; les limites cellulaires sont peu visibles; en dedans, deux ou trois couches de noyaux irrégulièrement distribués. Plus aucune pycnose.

Cette disposition s'accentue à 25 jours, où les lobes latéraux sont bien marqués. La glande se compose de travées cellulaires pleines, disposées en un réseau dont les mailles sont occupées par de larges capillaires sanguins.

Les noyaux, bien qu'ayant partout la même structure, se colorent plus vivement aux bords des travées qu'au niveau du centre. A faible grossissement, l'assise externe tranche

sur le reste. Cet aspect caractéristique permet de distinguer tout de suite la thyroïde des parathyroïdes (uniformément claires et massives) et du thymus (riche en cellules et foncé).

A 27 et 28 jours, toujours de nombreuses mitoses, surtout dans les couches périphériques. La thyroïde a progressé, en ce sens que de nouveaux cordons, plus minces et plus serrés, se sont édifiés à la surface, tandis que les cordons primitifs, devenus plus épais et plus clairs, sont massés vers le centre.

La constitution réticulée des cordans s'aperçoit d'autant mieux que les capillaires sont très développés et en général dilatés.

Mais une disposition nouvelle s'observe à ce stade : sur le trajet de certaines travées, les cellules, très irrégulières jusqu'alors, s'ordonnent en une rosette, une couronne autour d'un minuscule orifice central. Malgré sa petitesse, cet orifice attire l'attention, parce que bordé par les extrémités internes des cellules, où le protoplasme est condensé et plus coloré. La cavité centrale paraît vide; ni les fixateurs, ni les colorations les plus diverses ne parviennent à mettre en évidence un contenu quelconque (fig. 1).

Il est difficile de dire si ces follicules en miniature se séparent aussitôt des cellules environnantes ou s'ils continuent à faire partie de la travée dont ils proviennent; en beaucoup de places, les cellules passent insensiblement aux cellules irrégulières du voisinage. De même, il n'est guère possible, chez le Cobaye tout au moins, de savoir si des follicules voisins en coupe sont isolés ou continus, c'est-à-dire si les cavités communiquent et représentent en réalité un tube plus ou moins long. Il semble plutôt que ces formations soient d'emblée isolées; mais en raison de la complication et de la petitesse des figures, il est malaisé de reconstituer la série des coupes avec quelque certitude.

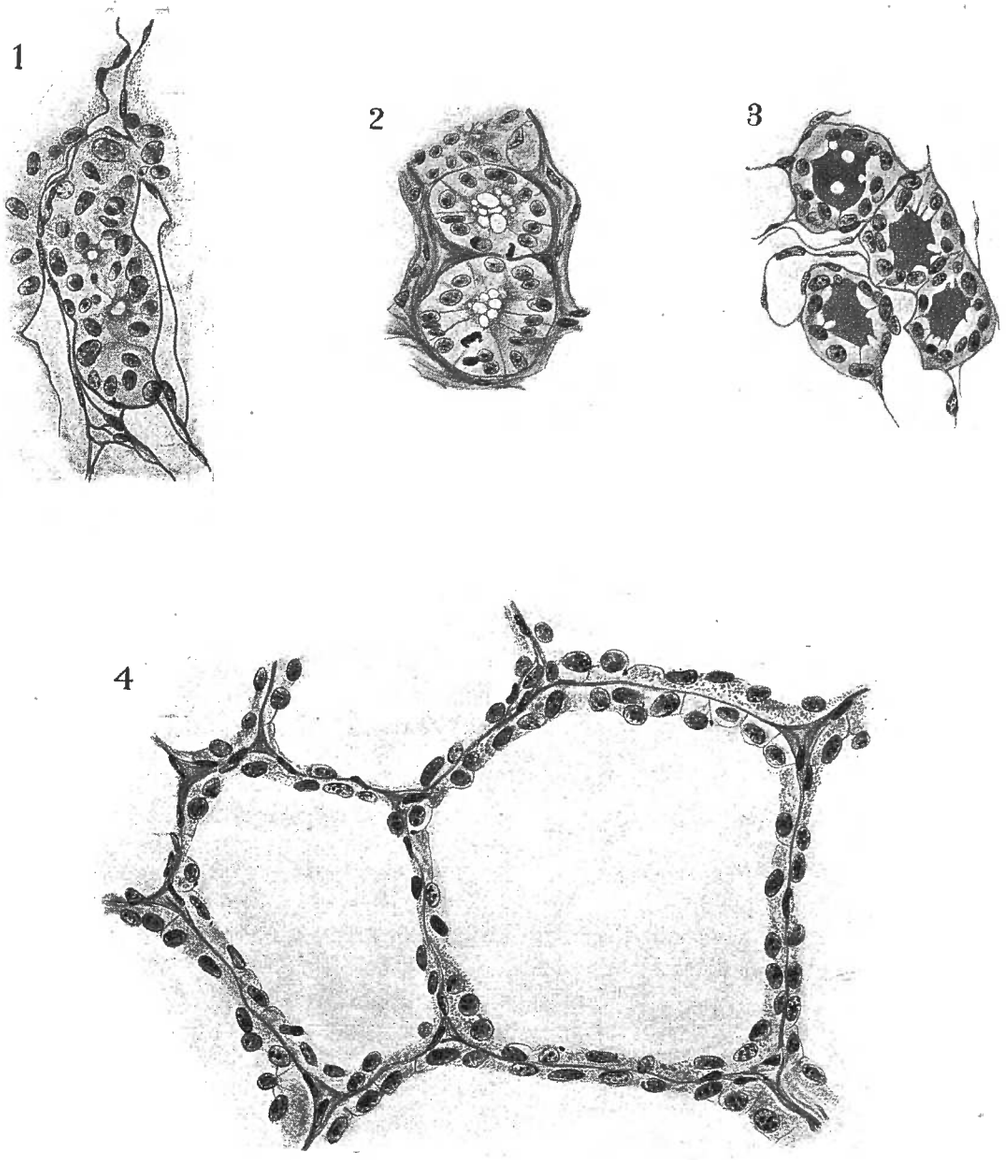
Un peu plus tard (embryons de 33 jours), mêmes particularités, mais accentuées. Nouvel accroissement périphérique, tandis qu'au centre les follicules sont plus nombreux; petit à petit, l'organe prend l'aspect de la thyroïde. Or, en examinant les follicules avec soin, on constate que la lumière centrale est occupée de temps à autre par deux, trois ou quatre vacuoles : cercles délimités par une fine ligne sombre. Ces vacuoles s'observent surtout nettement après fixation au Helly; dans un organe un peu plus âgé, ces follicules à vacuoles sont plus fréquents et plus volumineux (fig. 2). Enfin, mais très rarement, on trouve au centre du cercle des vacuoles un peu de colloïde, dont les caractères tinctoriaux sont bien connus.

Chez les embryons de 38 jours, il existe d'innombrables petits follicules à lumière vide, des follicules à vacuoles; enfin, un certain nombre de follicules à vacuoles *et* à colloïde, les plus volumineux siégeant par groupes, surtout répartis dans les lobes latéraux; la portion isthmique en est dépourvue. Quelques très rares follicules moyens possèdent un contenu à colloïde sans vacuoles; c'est l'exception à ce stade. Le tissu conjonctif et les vaisseaux sont plus développés, ce qui isole davantage les parties épithéliales.

La comparaison entre les derniers stades démontre que les vacuoles apparaissent *avant* la colloïde. Alors qu'au début la lumière semble vide, — il est probable qu'il existe du liquide, mais la fixation ne permet pas de s'en assurer, — dans la suite elle est occupée par des gouttes d'une substance très fluide; car la coagulation ne précipite qu'une fine ligne de démarcation à leur surface. Ces vacuoles se multiplient et distendent le follicule, dont le diamètre augmente; secondairement, enfin, de la colloïde apparaît au centre du groupe des vacuoles.

Ce processus s'étend peu à peu à toute la thyroïde. C'est ce que l'on observe chez des embryons de 40 (fig. 3), 45 et 50 jours.

Au fur et à mesure que les derniers stades se multiplient, ils se substituent aux stades du début, qui, relégués d'abord à la périphérie, finissent par disparaître complètement.



M. de Rass del.

FIG. 1 à 4. — Dessins : Zeiss. Oc. 6 compens. Obj. D, tube rentré, papier sur la table de travail. = Gross. 680 (réduit à 544).

FIG. 1. — Cobaye. Embryon de 33 jours. Travée de thyroïde où les noyaux commencent à s'orienter autour de fines lumières.

FIG. 2. — Idem, 34 jours. Apparition de vacuoles dans les lumières; début de sécrétion.

FIG. 3. — Idem, 40 jours. Vacuoles et colloïde.

FIG. 4. — Idem, nouveau-né; follicules sans vacuoles, épithélium surbaissé; état de repos.

Au moment de la naissance, la thyroïde entière est découpée en follicules; ceux du centre, très distendus, se compriment mutuellement et sont devenus polygonaux (fig. 4); la plupart ne possèdent plus que des vacuoles discrètes et petites. Plus superficiellement, des follicules moyens à vacuoles nombreuses; les follicules les plus petits sont irrégulièrement distribués, surtout à la périphérie, et montrent des vacuoles serrées.

En résumé, la succession des stades telle qu'elle vient d'être décrite se comprend si les vacuoles sont des images de sécrétion. Puisque les vacuoles précèdent la colloïde, il ne peut s'agir de l'excrétion d'une substance qui n'est pas encore formée. Dans la suite, la répartition des vacuoles dans les follicules qui s'accroissent, leur diminution dans ceux qui, devenus polygonaux par compression, semblent avoir atteint un certain équilibre sont de même explicables par la sécrétion et non par le phénomène inverse.

Enfin, l'absence de vacuoles, signe de suspension momentanée de la sécrétion, ne s'observe que rarement chez le Cobaye, tout au moins aux stades étudiés ici. Les phénomènes physiologiques s'exerçant presque toujours par vagues successives, il se peut que la récolte des embryons ait coïncidé par hasard avec les périodes d'activité. En comparant les diamètres des follicules depuis leur apparition jusqu'à la naissance, on constate une augmentation continue qui, elle aussi, ne peut valablement s'expliquer que par une sécrétion progressive.

B. — CHAT.

Je me bornerai aux différences que l'on relève chez le Chat, par comparaison avec le Cobaye.

Au stade de 20 jours, l'ébauche se compose d'une masse centrale, située dans l'angle aigu formé par les deux arcs aortiques et comprenant des cordons plus épais et plus courts que ceux du Cobaye. De ce noyau central se détachent quelques travées grêles et plus longues qui s'étendent latéralement vers les ébauches du thymus, sans les atteindre. Chez le Chat, la structure des cordons est caractéristique : l'assise de cellules superficielles possède des noyaux ovalaires, sombres, très régulièrement alignés en une zone palissadique serrée. A l'intérieur de ces noyaux, plusieurs couches de noyaux plus pâles, dispersés sans ordre; les mitoses y sont nombreuses. Au centre, les limites cellulaires sont peu nettes; on y remarque quelques pycnoses. Dès ce stade, la masse centrale comprend des travées anastomosées, bien que le tissu conjonctif et les vaisseaux interposés soient encore peu abondants.

Pendant les jours qui suivent (embryons de 23, 24, 25 et 30 jours), la surface du massif central se couvre de multiples bosselures, arrondies et courtes; phénomène surtout actif sur les côtés de l'ébauche, ce qui accentue la proéminence des lobes latéraux dont le développement va bientôt dépasser celui de la future portion isthmique. Les travées possèdent toujours une couche externe, palissadique et continue, et une zone interne, irrégulière, à mitoses abondantes. Les capillaires prennent de l'extension, moins le tissu conjonctif.

Si, chez le Cobaye, la progression s'opère par des branches nouvelles d'emblée disposées en réseau, chez le Chat, la structure réticulée est secondaire. Aussi, à 33 jours, les coupes de la thyroïde affectent une apparence radiaire : les travées divergent à partir du centre et se divisent un certain nombre de fois, pour se terminer par des bouquets, des arborisations courtes et arrondies. Quelques branches obliques réunissent les divisions principales. A ce moment, la thyroïde du Chat ressemble à l'ébauche d'une glande exocrine quelconque, où les portions sécrétantes commenceraient à se marquer. La

thyroïde du Cobaye n'acquiert jamais cet aspect radiaire, étalé, parce que l'ébauche s'accroît continuellement par branches courtes, d'emblée anastomosées. Chez le Chat, c'est à ce stade que surviennent encore les premières lumières; certaines sont punctiformes ou arrondies; mais par places, il se forme un véritable canal, assez long, parfois même ramifié, absolument comme le canal central d'une glande exocrine. Aussitôt les cellules se régularisent et deviennent cubiques, larges, basses, et se munissent de bandelettes obturantes nettes.

A côté de lumières vides et alors étroites, il y a des cavités gorgées de vacuoles, surtout apparentes dans les préparations à l'hématoxyline ferrique. Enfin, quelques rares lumières contiennent aussi de la colloïde au centre des vacuoles.

Bien que lumières, vacuoles et colloïde apparaissent au même stade chez le Chat, leur fréquence relative permet cependant de conclure à un ordre identique à celui qui a été reconnu chez le Cobaye. En d'autres termes, ici encore, les vacuoles précèdent la colloïde et doivent être considérées comme des images de sécrétion.

A 40 jours, la thyroïde est plus compacte, par suite de la formation de nouveaux bourgeons superficiels et le tassement des parties centrales. Parmi les follicules, on ne relève plus que des lumièrèes arrondies, peu volumineuses, le plus souvent remplies de colloïde sans vacuoles. Il semble que les tubes si nets du stade précédent se soient fragmentés en un certain nombre de follicules sphériques. Car si les canaux ont disparu, on ne peut l'expliquer en admettant que, par hasard, *tous* les tubes aient été sectionnés transversalement. En somme, la thyroïde semble moins active que précédemment, en ce sens que la sécrétion subit un temps d'arrêt.

Il y a peu de mitoses et elles siègent de préférence à la périphérie.

Chez les embryons de 45 jours, la thyroïde s'est encore développée, surtout à la périphérie, composée de cordons serrés, tantôt pleins, tantôt munis de petites cavités avec vacuoles ou non. Le tassement central s'accentue; aussi les cloisons conjonctives avec leurs vaisseaux deviennent-elles de plus en plus étroites et comprimées. Enfin, au centre, persistent des follicules de faible volume, les uns avec vacuoles et colloïde, les autres uniquement à colloïde. On retrouve exceptionnellement deux ou trois tubes.

A 55 jours, nouvelle augmentation de volume aux dépens des couches périphériques, où, comme au stade de 45 jours, les massifs pleins, mais surtout les lumières avec ou sans vacuoles sont légion. Plus au centre, les portions plus âgées comprennent de nombreux follicules moyens, avec vacuoles et colloïde et quelques follicules plus volumineux.

Enfin, au moment de la naissance (1 jour p.p.), l'image histologique de la thyroïde paraît moins avancée que chez l'embryon : augmentation de volume, mais les massifs pleins et les follicules à lumière et à vacuoles sont de loin les plus nombreux; à la périphérie, ils règnent seuls; au centre ils sont entremêlés de quelques follicules moyens sans vacuoles. Il n'y a plus de grands follicules. Mais en cherchant longuement, on rencontre deux ou trois follicules à parois plissées et irrégulièrement festonnées qui sont manifestement des figures d'excrétion.

Il semble donc qu'il y eut immédiatement avant la naissance, ou tout au moins pendant les quelques derniers jours de la vie intra-utérine, une abondante excrétion de colloïde, et qu'après la naissance, l'aspect peu différencié soit dû en partie à cette excrétion, en partie à de nouveaux bourgeons superficiels, où des follicules jeunes sont en voie de formation.

*
* *

J'aurais pu me borner à décrire les stades nécessaires à la démonstration du rôle des vacuoles; mais j'ai tenu à montrer en même temps que chez les divers

Mammifères l'évolution de la thyroïde ne présente pas une allure aussi régulièrement progressive que chez le Cobaye. Il peut y avoir des poussées successives qui, suivant les circonstances, peuvent être séparées par des phases de repos ou, au contraire, devenir subintrantes et, de la sorte, masquer la succession véritable du phénomène.

Néanmoins, il ressort, tant de l'étude du Cobaye que de celle du Chat, que l'histogenèse de la thyroïde comporte plusieurs phases : d'abord un prolifération épithéliale dont l'allure rappelle plus ou moins celle d'une glande exocrine banale; ensuite remaniement des cellules, qui se rangent en couronnes ou en files autour d'une lumière centrale; celle-ci se remplit d'une substance fluide qui, par fixation, se présente sous forme de vacuoles. En dernier lieu, la colloïde apparaît entre les vacuoles comme un dérivé de ce pro-produit fluide.

La sécrétion continuant, de nouvelles vacuoles naissent en dedans de l'épithélium; la colloïde augmente, en même temps que les dimensions totales du follicule s'accroissent.

L'ébauche épithéliale ne se transforme pas partout à la fois; au début, les remaniements sont dispersés très irrégulièrement et séparés par de larges espaces non différenciés. De plus, comme après trente-cinq jours et jusqu'à la naissance, la thyroïde continue à proliférer, surtout par ses couches superficielles, de nouveaux territoires sont petit à petit atteints par la différenciation. Mais ces vagues successives ne sont continues ni dans l'espace, ni dans le temps; c'est-à-dire que la transformation ne s'étend pas dans un sens centrifuge régulier et peut subir des temps d'arrêt. Ceci se mesure aux dimensions des follicules et à l'absence périodique des vacuoles. A cet égard, la thyroïde du Cobaye évolue beaucoup plus schématiquement que celle du Chat.

Ma conclusion générale est qu'il faut considérer les vacuoles comme le témoignage morphologique de la *sécrétion* de colloïde et non comme l'indice de son excrétion. Du reste, comme les follicules augmentent de volume, tout en contenant des vacuoles, cet accroissement ne se comprend plus si l'on admet qu'au même moment la colloïde est extraite du follicule.

Cependant, pour la majorité des auteurs, les vacuoles signifient excrétion. ARON, qui a examiné un matériel abondant du Cobaye, ne semble pas avoir fait une étude embryologique complète; il se borne à constater que, chez l'embryon de 40 jours, des vacuoles apparaissent dans la colloïde; ces vacuoles sont l'expression d'une activité nouvelle de la thyroïde, qui rejette dans le milieu interne une substance que jusqu'alors elle avait simplement accumulée dans les follicules. La thyroïde deviendrait donc fonctionnelle. Mais ces vacuoles existent bien avant 40 jours et précèdent la colloïde; ARON n'a pas recherché le mode de formation de celle-ci.

D'autre part, la description que donne ARON de l'action stimulante des extraits d'hypophyse sur la thyroïde s'applique bien mieux à une sécrétion qu'à une excrétion; l'auteur constate une augmentation de volume et de poids de l'organe, un accroissement des follicules, du nombre de vacuoles; la colloïde

devient plus fluide et moins colorable, etc. J'avoue que ce comportement est incompréhensible en cas d'excrétion exagérée.

Parmi les partisans de cette théorie, je citerai seulement ANDERSON, CHAMPY, LUCIEN, OKKELS et KROGH, n'ayant pas l'intention de réunir une bibliographie complète.

Pourtant la conception du rôle sécrétoire des vacuoles a trouvé des défenseurs; j'ai signalé THOMAS; j'ajouterai les noms de UHLENHUTH, LOEB, RABINOVITCH et CHARIPPER, qui tous s'expriment catégoriquement dans ce sens.

FLORENTIN considère les vacuoles comme un artefact. Elles ne seraient pas visibles sur le frais. Du reste, la sécrétion thyroïdienne pour FLORENTIN est du type holo-mérocrine. C'est à peu près aussi l'avis de SEVERINGSHAUS : les cellules, lors de la secrétion, deviennent turgescentes et se prolongent en un dôme apical qui simule une vacuole, surtout si la coupe est un peu oblique par rapport à l'axe cellulaire.

A mon avis, il s'agit de préciser ce que l'on entend par artefact. Évidemment, les vacuoles sont le résultat d'un artefact, puisque la substance fluide qui occupait la place des vacuoles n'a pas été fixée; d'où apparition d'un vide. Mais je considère néanmoins les vacuoles comme réelles, puisqu'elles correspondent à un liquide siégeant à cette place sur le frais. Le fait de ne pas les observer sur le vivant (FLORENTIN) ne signifie pas nécessairement que leur existence soit illusoire.

Si donc je conclus à la réalité des vacuoles et à leur intervention dans la sécrétion de la colloïde, comment faut-il concevoir l'action indubitable des extraits hypophysaires sur la thyroïde? La stimulation de toute glande augmente les phénomènes de sécrétion et il doit en être de même pour la thyroïde : l'apparition des vacuoles, jusqu'alors discrètes ou absentes, leur abondance de plus en plus grande, l'augmentation de poids et de volume de l'organe sont la conséquence d'une sécrétion exagérée. Que celle-ci s'accompagne ou aboutisse aussi à des phénomènes d'excrétion, c'est probable; mais ceux-ci se traduisent par des images différentes. Les vacuoles se rapportent à la sécrétion. J'aurai l'occasion de fournir d'autres arguments dans la suite.

II. — EFFET DE L'EXTIRPATION PARTIELLE SUR LE CORPS THYROIDE.

L'analyse d'un vaste matériel humain a permis à F. THOMAS de formuler une série de propositions relatives aux images histologiques et aux stades d'activité qu'elles traduisent. Il est possible, à l'aide de ces « tests », de se faire une idée exacte des phénomènes dont le follicule est le siège au moment de la fixation.

Les recherches de THOMAS ont ainsi mis de l'ordre dans un domaine très exploré, mais où, malgré l'accumulation des faits, on n'était encore parvenu ni à une sériation des diverses phases de l'activité, ni à une interprétation satisfaisante des aspects histologiques concomitants.

En résumé, pour THOMAS, l'épithélium secrétant est représenté par un épithé-

lium cubique; l'épithélium très surbaissé ou plat est peu actif ou même au repos. Enfin, l'excrétion, c'est-à-dire rejet de la colloïde dans le sang, s'accompagne toujours d'un épithélium cylindrique. Celui-ci n'occupe jamais tout le pourtour d'un follicule, mais reste localisé en un secteur où se constitue parfois une sorte de bourrelet au contact duquel les vaisseaux sousjacents sont particulièrement dilatés.

L'excrétion conduit à l'affaissement de la paroi folliculaire, qui se fragmente en micro-follicules. Au contraire, l'accumulation de colloïde et l'accroissement consécutif du follicule aboutissent à la rupture des parois et à la confluence de follicules voisins en une cavité unique, plus vaste.

Ces aspects ne sont pas exclusifs à l'espèce humaine. THOMAS les retrouve chez les petits mammifères, animaux habituels de nos laboratoires. Mais il n'a pu les reconnaître ici que parce qu'il les avait découverts chez l'homme. Ils sont d'ordinaire trop discrets pour s'imposer à l'observateur non prévenu.

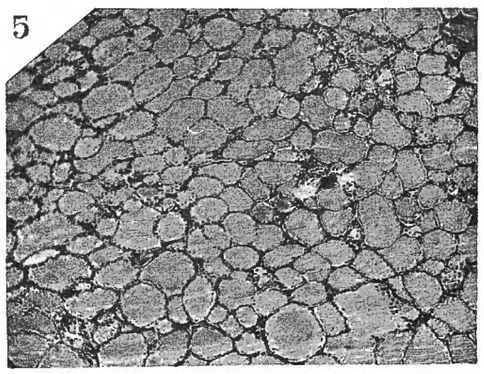
Mais on peut exagérer ces aspects. FLORENTIN, COUERIER, GARNIER, THOMAS et d'autres, à l'aide de substances telles que l'ésérine, la pilocarpine, ou par l'action du froid, ont reproduit chez l'animal des images plus nettes.

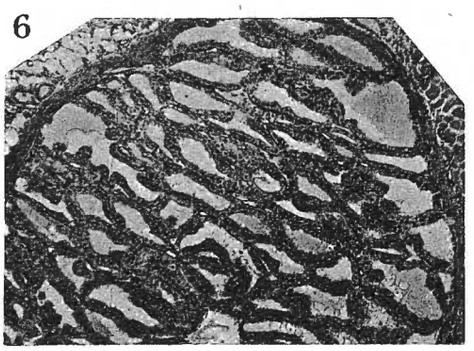
J'ai été amené à m'occuper de cette question au cours d'expériences d'extirpation de la thyroïde chez des Cobayes nouveau-nés. Les animaux supportent en général bien cette intervention et n'ont présenté aucun signe de tétanie, par exemple. Conservés pendant quelques semaines à un mois, ils furent ensuite sacrifiés; les organes du cou furent prélevés en bloc, fixés et débités en coupes sériées. Mais l'extirpation de la thyroïde, qui aurait dû être totale, s'est parfois révélée à l'examen microscopique comme incomplète. Les dispositions anatomiques expliquent ces échecs : l'isthme est mince et délicat; les tissus sont friables et, à l'insu de l'opérateur, un fragment demeure en place.

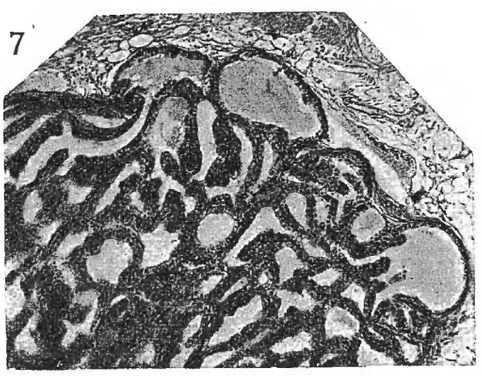
Or, l'extirpation partielle de la thyroïde exerce une action très spéciale sur le fragment conservé : celui-ci semble avoir subi une stimulation intense, une sorte d'hypertrophie compensatrice, au point de s'être pour ainsi dire vidé de sa colloïde. Il montre avec toute la netteté désirable les images décrites par THOMAS chez l'homme et si rares chez l'animal normal.

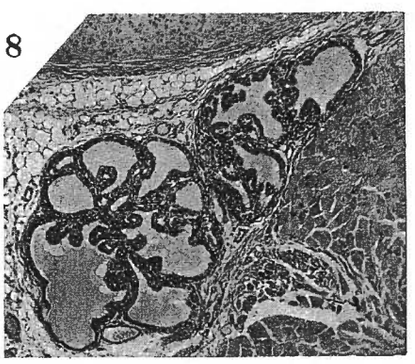
Pour se rendre compte des modifications survenues, il suffit d'examiner, à titre de comparaison, une coupe de thyroïde d'un Cobaye de même âge que l'opéré et de la même portée (fig. 5). La plupart des follicules sont de volume moyen, à épithélium peu élevé ou même plat, à contenu sans vacuoles. Vers le centre, les follicules sont plus volumineux, mais identiques, sous tous les autres rapports, aux follicules moyens. La plupart sont de forme polygonale par compression réciproque. En somme, c'est l'image d'une thyroïde en état de charge, mais au repos pour ainsi dire complet, aussi bien au point de vue secrétion (absence de vacuoles) qu'au point de vue excrétion.

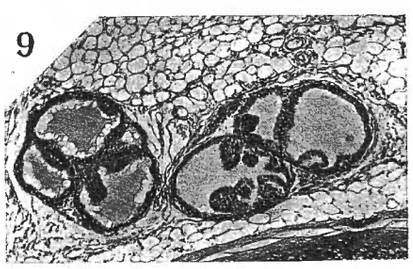
Examinons maintenant des coupes d'un animal opéré. A certaines places (fig. 6), les follicules, beaucoup plus volumineux que chez le témoin, ont subi











A. Julin, phot.

FIG. 5 à 10. — Microphotographies. Gross. 65 (réduit à 52).

FIG. 5. — Cobaye âgé de 30 jours, témoin, *non* opéré. Follicules moyens, sans vacuoles. Repos presque complet.

FIG. 6. — Cobaye opéré, âgé de 30 jours. Follicules très agrandis, pour la plupart vidés et affaissés. Épithélium élevé.

FIG. 7. — Idem. Follicules plissés; sur les bords, trois follicules à colloïde conservée, là où l'épithélium est aplati.

FIG. 8. — Follicules à « coussinets » d'excrétion. Formation de microfollicules.

FIG. 9 et 10. — Idem.

une excrétion massive de colloïde. Celle-ci a disparu dans la plupart des follicules; l'épithélium est élevé, cylindrique; en quelques endroits on remarque des bourrelets. Mais, de façon générale, les follicules se sont affaissés et, par suite, la cavité est devenue une fente allongée, plus ou moins étroite. En cherchant, on trouve aussi des follicules irréguliers, à coussinets et lumière compliquée; mais ces follicules s'observent mieux en d'autres endroits.

La coupe fig. 7 est plus caractéristique. Quelques follicules se sont vidés en partie et la paroi correspondante s'est affaissée et plissée. Les portions où la colloïde est conservée sont tapissées d'un épithélium surbaissé, par conséquent au repos.

En d'autres endroits encore (fig. 8 et 9), les follicules plus isolés se sont librement épanouis, en ce sens qu'aux endroits où il y a sécrétion de colloïde, les cellules sont cubiques, larges et souvent surmontées d'un dôme clair. A l'intérieur de ces cellules on observe des vacuoles. Ailleurs l'épithélium excrète : il s'est formé des plis, des coussinets de cellules cylindriques reposant sur un axe conjonctif à capillaires dilatés et gorgés de sang. L'aspect irrégulier de la paroi, comme parsemée de petits papillomes, frappe immédiatement et tranche vis-à-vis du contour uniforme des follicules tels qu'ils se présentent habituellement chez les mammifères.

Au niveau des « coussinets », les cellules possèdent souvent, à la base, des gouttes ou vésicules claires qui correspondent aux vacuoles de BENSLEY. Les capillaires y sont facilement visibles, parce que dilatés, alors que dans les cloisons interfolliculaires ils sont le plus souvent réduits à leur paroi.

Comme l'activité du fragment thyroïdien est exagérée, on peut trouver dans un même follicule des images de sécrétion et d'excrétion : elles sont d'autant plus instructives qu'elles montrent la différence entre les vacuoles de sécrétion et la désagrégation de la colloïde résorbée; cette dernière est réduite à un coagulum irrégulier, une sorte de magma grossièrement réticulé où il n'y a pas traces de vacuoles.

Aux endroits où les cellules secrètent, elles ne possèdent jamais de vacuoles basales (= v. de BENSLEY). Et, d'autre part, le dôme clair qui les surmonte parfois ne correspond pas aux vacuoles, comme le pense SEVERINGSHAUS. Il s'agit de deux phénomènes bien distincts.

Les mitoses, si fréquentes chez l'embryon, sont très rares dans les pièces d'opérés. Et, notamment, elles n'occupent jamais les « coussinets » ou zones d'excrétion. J'insiste sur ce point, en raison de l'argument, invoqué par certains auteurs, que les « coussinets » seraient simplement des endroits de multiplication et non des organes d'excrétion.

Il ressort de cette description et plus encore des figures, que l'extirpation incomplète de la thyroïde détermine une véritable hyperthrophie compensatrice des fragments conservés. Elle se traduit par une augmentation considérable du

volume des follicules, suivie d'une excrétion massive de la colloïde. L'augmentation se reconnaît, malgré l'excrétion, soit à l'aplatissement du follicule, soit au plissement de sa paroi. De plus, on retrouve ici toutes les images décrites par THOMAS chez l'homme. La thyroïde du Cobaye se comporte donc comme celle de l'homme; mais l'identité du phénomène est plus brutalement reconnaissable lorsque l'activité est exagérée.

A côté des stimulants chimiques (ésérine, etc.), l'extirpation partielle conduit au même résultat.

Enfin, les figures réalisées confirment celles de THOMAS, aussi bien en ce qui concerne la sécrétion que l'excrétion. Elles sont surtout concluantes au point de vue de cette dernière. Les follicules vidés sont garnis d'un épithélium cylindrique, à fréquentes gouttelettes basales. Même constatation au niveau des bourrelets qui reposent sur des vaisseaux dilatés. Enfin, la résorption s'accompagne d'un affaissement du follicule, dont la paroi se plisse. THOMAS suppose que les îlots interstitiels des petits mammifères correspondent aux microfollicules de l'homme. Mes observations me semblent confirmer cette thèse, bien que chez le Cobaye, les plis n'aboutissent peut-être pas à la séparation complète avec le follicule. Mais dans ces microfollicules en puissance, on constate des phénomènes de sécrétion, notamment des vacuoles. Ils constituent par conséquent des territoires de régénération, comme les microfollicules.

Enfin, le procédé d'extirpation partielle pourrait encore servir à sérier les phases de sécrétion et d'excrétion. Il suffirait — ce qui n'était pas mon intention — de prélever les fragments à des intervalles de plus en plus éloignés du moment de l'intervention. L'identité des images chez l'animal et chez l'homme permettra d'utiliser avec plus de certitude les résultats d'expériences pratiquées chez l'animal.

AUTEURS CITES

1. ANDERSSON, E. M. (*Arch. f. Anat. Entw.* **18,** 1894.)
2. ARON, M. (*Rev. fr. Endocrin.* **8,** 1930.)
3. — (*Bull. biol. Fr. et Belg.* **65,** 1931.)
4. BENSLEY, R. (*Ann. Jour. of Anat.* **19,** 1916.)
5. CHAMPY, C. (*Arch. morph. gen. exp.* **4,** 1922.)
6. CHARIPPER, H. A. (*Anat. Rec.* **44,** 1929.)
7. COURRIER, R. (*C. R. Soc. Biol.* **91,** 1924.)
8. — (*C. R. Ass. Anat.*, 1925.)
9. FLORENTIN, P., La glande thyroïde des Mammifères. Nancy, 1932.
10. GARNIER, Thèse. Paris, 1899.
11. GUYÉNOT, PONSE et DOTTRENS. (*Arch. Anat. Hist. et Embr.* **20,** 1935.)
12. KROGH et OKKELS. (*Act. path. Scand.*, 1932.)
13. — (*Bull. Hist.* **10,** 1933.)

14. LOEB, L. (*Am. Jour. Path.* **5,** 1929.)
15. LUCIEN, PARISOT et RICHARD, La thyroïde. Doin, 1925.
16. RABINOVITCH, I. (*Ann. Journ. Path.* **5,** 1929.)
17. SEVERINGHAUS, A. (*Zeit. Zellf. Mikr. Anat.* **19,** 1933.)
18. THOMAS, F. (*Arch. Biol.* **45,** 1934.)
19. UHLENHUTH, E. (*Anat. Rec.* **27,** 1924.)
20. — (*Brit. I. Exp. Biol.* **5,** 1927.)
21. WINIWARTER, H. (DE). (*C. R. Soc. Biol.*, 1935.)

LES *CREPIDULA* DE LA COTE OCCIDENTALE DE L'AFRIQUE

PAR

W. ADAM et E. LELOUP (Bruxelles).

INTRODUCTION

L'examen de nombreuses *Crepidula* de l'Afrique occidentale, dont la plus grande partie appartient à la collection Dautzenberg (Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, I. G. : 10591), nous a amenés à faire la revision des différentes espèces et variétés qu'on a signalées pour cette côte. Ce sont notamment les espèces qu'Adanson a décrites sous les noms de *Sulin, Garnot* et *Jenac;* les *Crepidula hepatica* Deshayes, *Crepidula aculeata* [(Chemnitz) Gmelin] et *Crepidula adspersa* Dunker.

Une telle revision est malaisée, à cause de la grande variabilité de forme et de couleur des *Crepidula,* qui se complique du fait qu'elles vivent sur des corps marins fort divers, pierres ou coquilles dont elles épousent la forme générale, plane ou bombée, large ou étroite, et dont elles reproduisent souvent exactement la sculpture.

Ce n'est que par l'examen de milliers de spécimens que nous avons pu arriver au résultat développé dans le présent travail.

Nous traiterons ci-dessous les différentes espèces et variétés d'après la littérature et d'après le matériel que nous avons manipulé; nous discuterons la question de savoir à quelles espèces appartiennent les crépidules de la côte occidentale de l'Afrique (l'analyse du matériel observé se trouve dans le tableau I).

Nous laissons hors de considération les *Crepidula lentiginosa* Sowerby et *Crepidula capensis* Quoy du cap de Bonne-Espérance, dont nous ne possédons pas de matériel.

LES ESPECES DECRITES DE LA COTE OCCIDENTALE DE L'AFRIQUE

1. Crepidula porcellana Lamarck, 1801.

(Pl. I; Pl. II, fig. 1-6.)

— Adanson (1757, p. 38), sous le nom de *Le Sulin*, a décrit une *Crepidula* abondante sur les rochers de l'île de Gorée. C'est une coquille ovale dont le sommet se trouve « sur son bord postérieur, où il se termine en un bec légèrement recourbé vers le côté droit ». « Sa base est elliptique et ondée assez irrégulièrement sur ses bords, qui sont fort tranchants. » « Sa couleur est assez variable : elle est tantôt brune et tantôt rousse, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur. Quelquefois elle est verte (1), avec de petits points bruns. Le plus grand nombre est à fond blanc au dehors, parsemé de longues taches d'un brun rougeâtre; au dedans ce fond est blanc ou couleur de chair, sans aucun mélange. »

Comme la figure 8, planche II, qu'Adanson donne de son *sulin*, présente une couleur blanche avec de longues taches, nous prendrons cette coquille comme forme typique du *Sulin*.

— Il est nécessaire ici de décider du nom latin qu'il faut employer pour le *Sulin* d'Adanson.

En 1758, Linné avait décrit sans connaître le livre d'Adanson, le *Patella fornicata* d'après les indications de Gualtieri (1742, pl. IX, pl. 69, fig. H) et d'Argenville (1742, p. 241, pl. 6, fig. N). Or, ces deux références sont mises par d'Adanson dans la synonymie du *Sulin*. On serait donc tenté d'admettre que le *Patella fornicata* est identique avec le *Sulin*, ce qui est confirmé d'autre part par la douzième édition de Linné (1767, p. 1257), où le *Sulin* d'Adanson est mis dans la synonymie du *Patella fornicata*. Mais, selon S. Hanley (*Ipsa Linnaei Conchylia*, 1855, p. 416) qui a vu les collections de Linné, le *Patella fornicata* Linné est le *Crepidula fornicata* Lamarck, une espèce de la côte Est de l'Amérique. Plusieurs auteurs ont employé le nom *Crepidula fornicata* pour le *Sulin*, mais comme cette espèce diffère distinctement de l'espèce américaine, nous ne pouvons adopter cette manière de voir. Il reste le nom *Crepidula porcellana*, qui a été employé par la plupart des auteurs pour désigner le *Sulin*.

En 1758, Linné (*Systema Naturae*, 10e éd., p. 781, n° 657) a décrit le *Patella porcellana*, qui a pour unique référence la figure O, pl. XL, de Rumphius (1741, p. 123). Or, selon von Martens (1902, p. 124), cette figure de Rumphius représente le *Septaria* (*Navicella*) *suborbicularis* (Sowerby). S. Hanley (1855, p. 416) avait déjà constaté que la coquille de la collection linnéenne, inscrite sous le nom de *Patella porcellana*, est le *Navicella elliptica* Lamarck. Le nom *Patella porcellana* Linné 1758 ne peut donc pas être employé pour le *Sulin*, comme tant d'auteurs l'ont fait.

(1) Dans ce cas, il s'agit sans doute d'algues marines fixées sur la coquille.

Schröter (1784 p. 399) a confondu, sous le nom *Patella porcellana* Linné, le *Septaria* de Rumphius avec les *Crepidula* de Lister (1685, tabl. 545, fig. 34), Martini (1869, tabl. 13, fig. 127, 128) et Adanson (*Le Sulin*), bien que Linné lui-même (1867) ait mis les coquilles de Lister (tabl. 545, fig. 34), d'Argenville (tabl. 6, fig. IV) et d'Adanson (tabl. 2, fig. 8) dans la synonymie du *Patella fornicata*. La même confusion se trouve chez Gmelin (1790), dans la 13e édition de Linné, où l'on trouve, sous le nom *Patella porcellana*, le *Sulin* d'Adanson (1757) et les *Septaria* représentés par Rumphius (1741) et par Chemnitz (1786, p. 68, tabl. 124, fig. 1082), bien que Chemnitz ait bien fait ressortir que la coquille en question est d'une espèce fluviatile.

Lamarck, en 1801 (p. 70), a employé le nom *Crepidula porcellana* pour le *Sulin* d'Adanson; dans la synonymie il signale Martini (1769, t. 13, fig. 127, 130) et la figure de Lister (1685, t. 545, fig. 34).

C'est donc le nom de *Crepidula porcellana* Lamarck qu'il faut employer pour le *Sulin*.

Cependant, plus tard, Lamarck (1822, p. 24), a également confondu son *Crepidula porcellana* avec celui de Gmelin (Linné) et avec la figure de Rumphius, mais ceci ne nous empêche pas d'accepter le nom de *Crepidula porcellana* Lamarck pour le *Sulin* d'Adanson.

— Dans la liste suivante, nous donnons la synonymie du *Crepidula porcellana* Lamarck d'après la littérature que nous avons eue à notre disposition; cette liste n'est peut-être pas complète, mais il nous a semblé préférable de ne donner que les indications que nous avons pu vérifier nous-mêmes.

« Sulin ».

(Pl. I, fig. 1-7.)

1757. *Le Sulin* ADANSON, Voyage au Sénégal, p. 38, pl. II, fig. 8.

1767. *Lépas à coquille chambrée* DAVILA, Catal. Collect. Davila, I, p. 89.

1769. *Lepas oblonga, etc.* MARTINI, Conch. Cab. I, p. 156, pl. XIII, fig. 127, 128 (excl. synon. plur.).

1784. *Patella porcellana* (Lin.) SCHRÖTER (pars, non Linné), Einleit., II, p. 399 (excl. synon. Rumphius).

1790. *Patella Porcellana* (Lin.) GMELIN (pars, non Linné), Syst. Nat. edit., XIII, p. 3692.

1801. *Crepidula porcellana* LAMARCK, Système des Anim. sans vert., p. 70.

1804. *Crepidula porcellana* (Lin.) DE ROISSY (non Linné), Hist. Nat. Moll., V, p. 237.

1817. *Patella porcellana* (Lin.) DILLWYN (pars, non Linné), Descr. Catal., II, p. 1019.

1818. *Crepidula porcellana* Lam. DE BLAINVILLE, Dict. des Sc. Nat., XI, p. 598.

1822. *Crepidula porcellana* LAMARCK, Anim. sans vert., VI, 2e partie, p. 24 (excl. synon. Rumphius).

1825. *Crepidula porcellana* DE BLAINVILLE, Manuel de Malac., p. 505, pl. 49bis, fig. 3, 3*a*.

1830. *Crepidula porcellana* SOWERBY, Genera of recent and fossil Shells, I, p. 140, pl. LXII, fig. 7.

1831. *Crepidula porcellana* Lam. DESHAYES, Encycl. Méthod., II, p. 25 (excl. synon. Linné; Gmelin; Rumphius).

1836. *Crepidula porcellana* Lam. LAMARCK, Anim. sans vert., édit. Deshayes, VII, p. 642 (excl. synon. Linné; Gmelin; Rumphius).

1839. *Calyptraea* (*Crepidula*) *porcellana* Lam. (2) ANTON, Verzeichn., p. 28.

1842. *Crepidula porcellana* Lam. REEVE, Conch. Syst., II, p. 29, pl. CXLIII, fig. 7 (excl. synon. Linné).

1842. *Crepidula Porcellana* SOWERBY, Conchol. Man., 2e édit., p. 304, fig. 239.

1845. *Crepidula porcellana* Lam. CATLOW et REEVE, Conchol. Nomencl., p. 106 (excl. synon. Linné).

1852. *Crepidula Porcellana* SOWERBY, Conch. Man., 4e édit., p. 323, fig. 239.

1853. *Crepidula fornicata* (*Patella*) L. DUNKER (non Linné), Index Moll. Guin. Inf., p. 34 (= *sulin* Adanson).

1854. *Crepidula porcellana* (Lin.) H. et A. ADAMS (non Linné), Gen. of rec. Moll., I, p. 369.

1859. *Crepidula porcellana* Lam. REEVE, Conch. Icon., XI, pl. I, fig. 2 (excl. synon. Linné).

1860. *Crepidulum porcellana* (Lin.) REEVE (non Linné), Elem. of Conch., II, p. 23.

1865. *Crepidula porcellana* Lam. REIBISCH, Moll. Cap verd. Ins. (*Malakoz. Blätter*, p. 127).

1867. *Crypta porcellana*, Adams; Lamk. GRAY, Calyptraeidae. (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 738 [pars].)

1875. *Crypta porcellana* (Lin.) MARRAT (non Linné), List of Moll. (*Quart. Journ. of Conch.*, I, p. 244.)

1881. *Crypta porcellana* (Lin.) ROCHEBRUNE (non Linné), Faune Arch. du Cap Vert. (*Nouv. Arch. du Mus.*, p. 274.)

1883. *Crepidula porcellana* (Lin.) SOWERBY (non Linné), Thes. Conch. XXXIX, p. 66, pl. 452, fig. 120, 121.

1886. *Crepidula porcellana* (Lin.) TRYON (non Linné), Manual of Conch., VIII, p. 126, pl. 37, fig. 22.

1887. *Crepidula porcellana* (Lin.) PAETEL (non Linné), Catal. Conch. Samml., I, p. 508.

1890. ? *Crepidula fornicata* (Linné) DAUTZENBERG (non Linné), Réc. Malac. Culliéret aux îles Canaries et au Sénégal. (*Mém. Soc. Zool. France*, III, p. 21.)

1891. *Crepidula fornicata* (Lin.) DAUTZENBERG (non Linné), Voyage « Melita ». (*Mém. Soc. Zool. France*, IV, p. 32.)

1898. *Crepidula fornicata* (Lin.) LOCARD (non Linné), Exp. scient. « Travailleur et Talisman », II, pp. 62-63.

1906. *Crepidula fornicata* Lin.) DAUTZENBERG et FISCHER (non Linné), Moll. Ouest Afrique. (*Comp. Scient. Monaco*, fasc. XXXII, p. 49.)

1910. *Crepidula fornicata* (Lin.) DAUTZENBERG (non Linné), Contrib. faune malac. Afrique Occid. (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, p. 83 [pars].)

1911. *Crepidula fornicata* (Lin.) G. DOLLFUS (pars, non Linné), Coq. du quatern. marin du Sénégal. (*Mém. Soc. Géol. France*, XLIV, p. 44 [excl. figg.].)

---

(2) Il n'est pas certain que le « *porcellana* Lam. » dont Anton parle soit le vrai *Crepidula porcellana* Lam., puisqu'il dit : « Bildet einen schönen Uebergang zu Navicella und Neritina ».

1912. *Crepidula fornicata* (Lin.) PALLARY (non Linné), Malac. du Maroc. (*Expl. Scient. Maroc*, p. 53) (= *sulin* Adanson).

1913. *Crepidula sulin* Adanson DAUTZENBERG, Ann. Inst. Océan., V, p. 50.

— En 1910, Ph. Dautzenberg (p. 83) a décrit quelques nouvelles variétés du *Sulin* :

a) Var. *tigrina*, nov. var. (pl. II, fig. 3) « blanche, parsemée de taches ou de ponctuations noirâtres ». Comme cette description se rapporte exactement à la forme typique du *Sulin*, ce que nous avons pu vérifier dans le matériel de Dautzenberg et ce qui est confirmé dans une note manuscrite de Dautzenberg, la var. *tigrina tombe* en synonymie avec le *Sulin* typique.

b) Var. *radiata*, nov. var. « blanche, avec deux larges rayons bruns ». Comme la coloration indiquée pour la var. *radiata* se rapporte exactement à la description typique du *Garnot*, cette variété tombe en synonymie avec le *Garnot*, ce qui est confirmé également par l'examen et par une note manuscrite de Dautzenberg.

c) Var. *albida*, nov. var. « entièrement blanche ». Les exemplaires de cette variété de la collection Dautzenberg ont la forme du *Garnot* (pl. I, fig. 9) et portent l'indication : var. ex f. *garnotus*, var. ex col. *albida*. Cette variété devrait donc être placée sous le *Garnot*. D'autre part, nous avons trouvé dans la collection Dautzenberg des exemplaires blancs de la forme du *Sulin* (pl. I, fig. 4), du *Garnot*, du *Jenac* (pl. II, fig. 1) et de l'*aculeata* (pl. II, fig. 6). Comme on trouve des exemplaires albinos dans beaucoup d'espèces de Mollusques et d'autres animaux, il nous semble inutile de donner un nom spécial à une telle variété de couleur, tant qu'il n'est pas prouvé qu'elle soit héréditaire.

2. Crepidula adansonia (Martini, 1769).

— Adanson (1757, p. 40) a décrit sous le nom *Le Garnot* une espèce de *Crepidula* qui avait beaucoup de rapport avec son *Sulin*, mais qui en diffère cependant à bien des égards : « Elle est si mince qu'on voit le jour au travers. Sa longueur passe rarement dix lignes; sa largeur est un quart moindre, et égale à sa profondeur. Il semble que la figure de cette coquille a été forcée par une compression faite sur ses côtés. Lorsqu'on la retourne sur le dos elle a la forme d'une nacelle ou d'un petit canot, dont la cloison, qui s'étend à peine jusqu'à son milieu et qui est très enfoncée, fait comme une espèce de banc ou de cabane ménagée à son extrémité. A l'extérieur elle est ordinairement recouverte d'un périoste brun, membraneux et très fin, qui s'enlève facilement. Lorsqu'on a dépouillé la coquille de cette enveloppe, on voit que sa couleur est brune dans les unes et blanche dans d'autres, avec deux rayes brunes, qui prenant leur origine au sommet, en parcourent la longueur, pour se terminer au bord opposé. » Adanson a trouvé cette espèce avec le *Sulin*, surtout dans les sables, « où elle s'attache aux coquillages qui y restent cachés. »

Les figures (pl. II, fig. 9) qu'Adanson donne de cette espèce ne représentent pas très bien la coquille dont il parle dans sa description; elles ne montrent pas une coquille comprimée latéralement en forme de canot; toutefois les deux bandes brunes sont présentes, ce qui semble donc constituer, selon Adanson, un caractère spécifique.

C'est Martini (1769, p. 158) qui a désigné le *Garnot* d'Adanson comme « varietas *Adansonia* » de son *Lepas oblonga*, etc., dans la synonymie duquel était compris, entre autres, le *Sulin* (= *Crepidula porcellana* Lamarck).

— Dans la liste suivante, nous avons énuméré les indications bibliographiques qui, selon notre avis, pourraient être placées dans la synonymie du *garnot*. La discussion des formes qui se trouvent dans cette liste sous le nom de *Crepidula hepatica* sera donnée à propos de cette dernière espèce.

« Garnot ».

(Pl. I, fig. 8-11; Pl. II, fig. 5.)

1757. *Le Garnot* ADANSON, Voyage au Sénégal, p. 40, pl. II, fig. 9.

1769. *Lepas oblonga, etc.*, varietas *Adansonia*, MARTINI, Conch. Cab., I, p. 158.

1818. *Crepidula crepidula* DE BLAINVILLE, Dict. Sc. nat., XI, p. 399 (= *Cr. Garnot*).

1845. *Crepidula Garnotus* Adanson, CATLOW et REEVE, Conch. Nomencl., p. 105.

1853. *Crepidula fornicata* (Lin.) DUNKER (non Linné), Index Moll. Guin. Inf., p. 34.

1853. *Crepidula hepatica* (Desh.) DUNKER (non Deshayes), Index Moll. Guin. Inf., p. 34, pl. V, fig. 4, 5.

1891. *Crepidula fornicata* var. *Garnot* Adanson, DAUTZENBERG, Voyage « Melita ». (*Mém. Soc. Zool. France*, p. 32.)

1891. *Crepidula hepatica* (Desh.) DAUTZENBERG, Voyage « Melita ». (*Mém. Soc. Zool. France*, p. 32.)

1903. *Crepidula hepatica* (Desh.) VON MARTENS (non Deshayes), Gastrop. deutsch. Tiefsee-Exp. (*Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp.*, VII, p. 14 [pars].)

1906. *Crepidula fornicata* (Lin.) var. *Garnot* Adanson, DAUTZENBERG et FISCHER, Moll. Ouest Afrique. (*Comp. Scient. Monaco*, fasc. XXXII, p. 49.)

1910. *Crepidula fornicata* (Lin.) DAUTZENBERG (non Linné), Contr. Faune Malac. Afrique Occident. (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, p. 83 [pars].)

1911. *Crepidula fornicata* (Lin.) G. DOLLFUS (pars, non Linné), Coq. du quatern. marin du Sénégal. (*Mém. Soc. Géol. France*, XLIV, p. 44, pl. II, fig. 51, 52.)

1912. *Crepidula fornicata* (Lin.) var. *radiata* Dautz., PALLARY (non *fornicata* Linné), Malac. du Maroc, Expl. scient. Maroc, p. 54.

1913. *Crepidula sulin* Adanson var. *garnot* Adanson, DAUTZENBERG, Ann. Inst. Océan., V, p. 50.

1920. *Crepidula fornicata* (Lin.) var. *Garnot* Adanson, PALLARY (non *fornicata* Linné), Malac. du Maroc, Expl. scient. Maroc, p. 54.

3. Crepidula goreensis (Gmelin, 1790).

— Sous le nom de *Le Jenac*, Adanson (1757, p. 41) a décrit une *Crepidula* qui diffère de son *Sulin* : « en ce qu'elle est ronde et infiniment plus aplatie. Son diamètre n'excède pas cinq à six lignes et surpasse quatre à cinq fois sa profondeur. Elle est fort mince et cachée au dehors sous un périoste composé de plusieurs lames en recouvrement les unes sur les autres, qui la rendent assez rude au toucher... Cette coquille est fort blanche, surtout dans sa surface intérieure, qui est du plus beau poli. » Adanson a trouvé cette espèce « sur les rochers exposés de l'isle de Gorée. »

Gmelin (1790, p. 3694) a donné au *Jenac* d'Adanson le nom de *Patella goreensis* avec la diagnose : « P. testa ovali plana tenui alba nitide, exterius lamellosa ».

Les autres auteurs qui ont signalé l'espèce, ont également désigné sous ce nom une forme de petite taille, de forme arrondie, très aplatie, avec une sculpture qui se compose de lamelles concentriques, très serrées, peu saillantes. D'autre part, nous avons trouvé dans la collection Dautzenberg, sous le nom de *Crepidula goreensis*, des spécimens de formes diverses (« sulin », « garnot » et « jenac »), que cet auteur avait sans doute réunis sous ce nom, à cause de leur couleur blanche.

— Comme la liste de la synonymie le prouve, il n'existe pas de différence d'opinion quant à l'identité de cette espèce.

Plus loin, nous discuterons le rapport de cette espèce (?) avec les autres *Crepidula* des mêmes régions.

« Jenac ».

(Pl. II, fig. 1-4.)

1757. *Le Jenac* ADANSON, Voyage au Sénégal, p. 41, pl. II, fig. 10.
1769. *Lepas concamerata, etc.* MARTINI, Conch. Cab., I, p. 160, pl. XIII, fig. 131, 132.
1790. *Patella goreensis* GMELIN, Syst. Nat., édit. XIII, p. 3694 (= *Jenac* Adanson).
1817. *Patella goreensis* DILLWYN, Descript. Cat., II, p. 1020, n° 12.
1818. *Crepitula goreensis* DE BLAINVILLE, Dict. Sc. nat., XI, p. 599.
1831. *Crepidula goreensis nob.* DESHAYES, Encycl. Méthod., II, 2e partie, p. 25.
1836. *Crepidula goreensis* Desh. LAMARCK, Anim. sans vert., édit. Deshayes, VII, p. 645.
1839. *Calyptraea* (*Crepidula*) *goreensis* (Desh.) ANTON, Verzeichn., p. 28.
1845. *Crepidula goreensis* Desh. CATLOW et REEVE, Conch. Nomencl., p. 105.
1854. *Crypta goreensis* Gmel. H. et A. ADAMS, Gen. of rec. Moll., I, p. 369.
1883. *Crepidula goreensis* Adams, SOWERBY, Thes. Conch., V, p. 74 (non identifié).
1887. *Crepidula goreensis* Desh., PAETEL, Cat. Conch. Samml., I, p. 507.
1910. *Crepidula goreensis* Gmel., DAUTZENBERG, Contr. Faune Malac. Afrique Occid. (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, p. 84.)

1912. *Crepidula goreensis* Gmel., PALLERY, Malac. du Maroc. (*Expl. Scient. Maroc*, p. 54.)

1913. *Crepidula goreensis* Gmel., DAUTZENBERG, Ann. Inst. Océan., p. 51.

4. Crepidula hepatica Deshayes, 1830.

— Deshayes (1830, p. 26) a décrit sous ce nom une espèce de *Crepidula* dont la localité d'origine était inconnue. La diagnose originale est « C. testâ ovatâ, apice acutâ, undiquè fuscâ, irregulariter striato-lamellosa; septo albido, plano, subsinuato ». Cette coquille se distingue par sa couleur, qui, « aussi bien en dehors qu'en dedans, est d'un brun foncé sans taches ».

Comme la provenance de la coquille est inconnue, il est difficile d'identifier cette espèce. Pour le moment nous ne parlerons que des *Crepidula hepatica* trouvées sur la côte de l'Afrique.

Dunker (1953, p. 34) a décrit et figuré sous le nom de *Crepidula hepatica* Deshayes des coquilles qui, selon leur forme, correspondent au *Garnot* d'Adanson, tandis que leur couleur, qui consiste en des taches brunes sur un fond moins foncé, ne correspond pas à la description originale de Deshayes.

Après Dunker, Ph. Dautzenberg (1891, p. 32) a signalé le *Crepudula hepatica* Deshayes de la côte du Sénégal. Il s'agit, dans ce cas, d'une coquille d'un brun uniforme avec le septum blanc. Plus tard, Ph. Dautzenberg (Ms.) a mis cette *hepatica* dans la synonymie du *Garnot*.

von Martens (1903) a signalé le *Crepidula hepatica* Deshayes comme vivant dans l'Afrique Sud-Ouest sur *Nassa plicatella* A. Adams (3). M. le Prof[r] Rensch (Berlin) a eu la bienveillance de nous envoyer en communication les exemplaires que von Martens avait déterminés comme *Crepidula hepatica* Deshayes. Les exemplaires du cap Agulhas (Stat. 95, Valdivia-Expedition) ont la forme du *garnot*, tandis que la couleur des coquilles varie entre blanc et brun très clair, ce qui ne correspond pas à la description de Deshayes. Un autre exemplaire du « Agulhasbank » (n° 60005, Valdivia-Expedition) montre la couleur brun foncé du *Crepidula hepatica*, mais sa forme est celle du *Sulin* avec le côté gauche un peu comprimé. A notre avis, les *Crepidula hepatica* de von Martens sont identiques au *Crepidula porcellana* Lamarck.

Nous pouvons ajouter que le *Crepidula hepatica* que Turton (1933, n° 1104) a signalé pour Port Alfred (Afrique du Sud) est, selon l'exemplaire que M. Turton a bien voulu nous envoyer, également identique au *Crepidula porcellana* Lamarck; il s'agit d'une coquille de forme *Garnot* et d'une couleur brun foncé. C'est sans doute à cause de cette couleur brune que Turton l'a mise dans

(3) ODHNER (1917, p. 46) donne, entre autres, comme référence, pour le *Crepidula aculeata*, von Martens (1903), ce qui se rapporte au *Crepidula hepatica* (c'est la seule espèce de *Crepidula* mentionnée par von Martens). Comme von Martens ne donne pas une description de son matériel, on ne voit pas pourquoi Odhner a mis le *Crepidula hepatica* de von Martens sous la synonymie du *Crepidula aculeata*.

le *Crepidula hepatica*. Le *Crepidula hepatica onyx*, que Turton signale de la même localité et dont il nous a également cédé un exemplaire, possède la même forme que le précédent (donc *Garnot*), tandis que la couleur se compose d'un fond plus ou moins blanc avec des taches et des lignes brunes ayant la même disposition que chez le *Crepidula fornicata* Linné.

Quant aux autres *Crepidula hepatica* que Turton a signalés :

le *Crepidula hepatica corrugata* Turton ne ressemble pas du tout au *Crepidula hepatica* Deshayes, parce qu'il n'est pas brun; à notre avis, il s'agit d'une forme *Sulin* à des côtes radiaires dues au substratum;

le *Crepidula hepatica complanata* Krauss ressemble, selon la figure de Krauss (*Die Südafrikanischen Mollusken*, 1848, tab. IV, fig. 12*b*), au *Jenac*;

le *Crepidula hepatica alboradiata* Turton, dont nous avons figuré (pl. I, fig. 7) un exemplaire d'une localité inconnue, est, selon notre opinion, une coquille de forme *Sulin* avec la coloration du *Garnot* (les deux bandes brunes sont extrêmement larges, de sorte qu'on a l'impression d'une coquille brune avec une bande médiane blanche).

Nous n'avons pas contrôlé l'identité des autres *Crepidula hepatica* qu'on a signalés dans la littérature, le matériel nous faisant défaut. Mais, selon le résultat de nos recherches sur les crépidules de la côte occidentale africaine il nous semble qu'on ait employé le nom *Crepidula hepatica* pour des variétés de couleur brune de différentes espèces. Dans le matériel que nous avons étudié, nous avons trouvé des exemplaires d'une couleur brun foncé dans les formes : *Sulin* (pl. I, fig. 5), *Garnot* (pl. I, fig. 10), *Jenac* (pl. II, fig. 4) du *Crepidula porcellana* Lamarck et également dans le *Crepidula aculeata* (qui est peut-être une forme *aculeata* du *Crepidula porcellana* Lamarck).

5. **Crepidula adspersa** Dunker, 1846.

— Dunker (*Zeitschr. f. Malakozool.*, 1846, p. 25) a décrit cette espèce comme suit : *C. testa ovata plus minusve convexa, irregulariter rugulosa, alba maculisque fuscis adspersa, epidermide pallide olivacea induta; septo plano medio subsinuato.*

Long. 6-7‴. Lat. 4,5-5‴.

« Quoad formam Crepidulae hepaticae, Desh. affinis, sed testa rugulosa, alba, maculis fuscis ornata, ut videtur bene distincta.

» Habitat in litore lapidoso ad Benguelam, rara. »

En 1853, Dunker a aussi figuré l'espèce (pl. V, fig. 12, 16, 26, 27, 28). Il a reproduit une Crépidule assez allongée, avec l'apex saillant et la surface rugueuse. La couleur est blanche, parsemée de taches brunes.

Parmi les nombreux exemplaires de *Crepidula* que nous avons eus sous les yeux, on trouve des spécimens avec l'apex variant depuis peu saillant jusqu'à fortement saillant; ce caractère n'est donc pas un caractère spécifique pour

l'*adspersa*. Pour identifier l'*adspersa* il ne nous resterais donc que la surface rugueuse. Seulement la structure de la surface est un caractère qui n'est nullement spécifique, mais plutôt oecologique, puisqu'elle dépend de la structure du substratum (nous parlerons encore de cette question à propos du *Crepidula aculeata*).

Nous avons vu la surface rugueuse chez les spécimens de forme « sulin » (pl. I, fig. 2), « garnot et jenac » (pl. II, fig. 3), et à notre avis, ce caractère est tout à fait individuel et ne mérite pas d'être considéré comme critère d'espèce ni de variété.

— Dans la liste suivante se trouve la synonymie des *Crepidula* de surface rugueuse qui pourraient être réunies sous le nom d'*aspersa*.

« Adspersa ».

(Pl. I, fig. 2; Pl. II, fig. 3.)

1685. *Patella laevis*, etc. LISTER, Hist. Conch., pl. 545, fig. 34.

1753. *Cochlearia*, *Patella laevis dense maculata*, etc. KLEIN, Tent. Method. Ostracol., p. 119, n° 4.

1753. *Cochlearia*, *Patella laevis expurpura nigricans*, etc. KLEIN, Tent. Method. Ostracol., p. 119, n° 5.

1846. *Crepidula adspersa* DUNKER, Zeitschr. f. Malakozool., p. 25.

1852. *Crepidula porcellana* JAY, Catal. Collect. Jay, p. 107.

1853. *Crepidula adspersa*, DUNKER Dunker, Index Moll. Guin. Inf., p. 35, pl. V, fig. 12, 16, 26, 27, 28.

1854. *Crypta adspersa* Dunker, H. et A. ADAMS, Gen. of rec. Moll., I, p. 369.

1883. *Crepidula adspersa* Dunker, SOWERBY, Thes. Conch., XXXIV, p. 68, pl. 452, fig. 126, 127.

1886. *Crepidula adspersa* Dunker, TRYON, Manual of Conch., VIII, p. 125, pl. 36, fig. 11, 12.

1887. *Crepidula adspersa* Dunker, PAETEL, Cat. Conch. Samml., I, p. 506.

1890. ? *Crepidula adspersa* Dunker, DAUTZENBERG, Réc. Malac. Culliéret aux îles Canaries et au Sénégal. (*Mém. Soc. Zool. France*, III, p. 21.)

1891. *Crepidula adspersa* Dunker, DAUTZENBERG, Voyage « Mélita ». (*Mém. Soc. Zool. France*, IV, p. 32.)

1932. *Crepidula adspersa* Dunker, TURTON, Marine Shells of Port Alfred, p. 156.

6. Crepidula aculeata [(Chemnitz) Gmelin].

Dans l'ouvrage anonyme *A Conchology a Natural History of shells* (1771) se trouve, pl. 6, fig. 1, l'image d'une coquille de *Crepidula* avec le sommet fortement recourbé vers la gauche et avec la surface munie d'épines.

da Costa (1776, *Elements of Conchology*, p. 140) a reproduit cette figure (pl. II, fig. 2) et signale que la coquille vient de l'Amérique. Il désigne cette coquille comme *Patella concamerata*; mais comme Martini (1869) avait déjà

employé l'expression *concamerata* pour d'autres Crépidules, nous ne pouvons pas accepter le nom de da Costa comme nom spécifique.

En 1788, Chemnitz a désigné cette Crépidule épineuse comme *Patella fornicata aculeata* et, en 1790, Gmelin l'a nommée *Patella aculeata.*

Plus tard, on a décrit plusieures espèces différentes de *Crepidula,* qui sont toutes caractérisées par une sculpture épineuse ou rugueuse.

Tryon (1886, *Manual* VIII) a réuni un certain nombre de ces espèces sous le nom de *Crepidula aculeata* Gmelin; celui-ci est, selon lui, une espèce cosmopolite. Quand on observe les figures qu'il donne (pl. 39), on voit que non seulement la structure mais aussi la forme générale est très variable. Les figures 61, 62 (*Crepidula aculeata*), 63 (*Crepidula echinus*) et 64 (*Crepidula hystrix*) représentent des coquilles qui possèdent plus ou moins la même forme générale, mais dont la sculpture est tout à fait différente. La figure 65 (*Crepidula costata*), au contraire, ne ressemble, aux précédentes ni par sa forme (à remarquer la position différente de l'apex), ni par sa sculpture. Il semble que le seul caractère qui réunisse toutes ces coquilles soit la possession d'une structure épineuse. Il est intéressant de lire chez Tryon (1808) un extrait d'une lecture de P. P. Carpenter (1859) qui a dit, entre autres : « The most common Calyptraeid on the backs of one Spondylus valves, howewer, was *Crepidula aculeata* Gmel. It was first described from West-Indian specimens, which are generally dead and in collections, and afterwards re-described from fine West coast shells, as *C. hystrix* and *C. echinus* Brod. The stunted northern form was named *C. californica* by Nuttall, etc... » D'après cet auteur, le *Crepidula aculeata* se trouve donc sur des supports qui sont eux-mêmes épineux (*Spondylus*).

En 1867, Gray (*Proc. Zool. Soc.*, p. 738) a réuni un grand nombre d'espèces de Crépidules sous le nom de *Crypta porcellana,* Adams, Lmk. Il a divisé cette espèce en quelques groupes, dont l'un se compose de formes à surface altérée par le substratum (*Crepidula lirata* Reeve et *C. rugosa* Nuttall). Il conclut : « and if the specimens from different localities prove to be distinct each doubtless will furnish the varieties in shape and surface produced by the form and surface of the body to which they happen to be attached. »

D'après ce qui précède, il nous semble probable que le *Crepidula aculeata* n'est pas une espèce distincte, mais une forme qui peut se produire dans différentes espèces quand les spécimens sont attachés sur un support épineux.

Dans les publications de Graf (1895) et d'Odhner (1917), cette assimilation de la coquille des Crépidules à leur support est très évidente. A. Graf (1895, *Trans. New York Acad. of Sciences,* XV, p. 67) a décrit un cas où un exemplaire de *Crepidula forcata* était fixé sur un *Pecten* et avait reproduit exactement les côtes rayonnantes de son support. De son côté, Odhner (1917, *Result. Mjöbergs Swed. Scient. Exped. to Australia,* XVII, pp. 45-46) a trouvé sur le *Delphinula distorta* Linné var. *zonata* deux spécimens de *Crepidula aculeata* Gmel. « with a sculpture of fine prickles and even in its brown colour resembling the *Delphinula* ».

D'autre part, cette adaptation d'une coquille à son support est un phénomène

bien connu; E. Leloup (*Ann. Soc. Zool. Belgique*, 1933, p. 136) a, entre autres, attiré l'attention sur le fait que des « coquilles normalement lisses se déforment et reproduisent les ornementations de leur substratum lorsqu'elles se trouvent fixées sur d'autres coquilles ».

— Dans notre matériel de *Crepidula porcellana* Lmk., nous avons trouvé plusieurs exemples de ce phénomène (pl. II, fig. 5), mais ce matériel ne nous permet cependant pas de résoudre la question : la *Crepidula aculeata* de la côte occidentale dAfrique est-elle une espèce distincte, ou bien une forme du *Crepidula porcellana?*

Parmi les *Crepidula porcellana* Lmk., nous avons trouvé quelques coquilles qui possèdent la forme générale du *Crepidula aculeata* typique, mais qui ont la surface lisse (pl. II, fig. 6). D'autre part, nous avons trouvé parmi les *Crepidula aculeata* un spécimen avec la couleur du « *garnot* typique » (c'est-à-dire une coquille blanche avec deux bandes brunes).

Pour résoudre cette question, il nous faudrait non seulement un matériel plus important de formes à surface épineuse, mais également les animaux. Nous espérons pouvoir poursuivre prochainement cette étude.

DISCUSSION DES RESULTATS

Les espèces qu'on a trouvées sur la côte occidentale de l'Afrique et que nous avons réunies sous les noms *Crepidula porcellana* Lamarck; *C. adansonia* (Martini); *C. goreensis* (Gmelin); *C. hepatica* Deshayes; *C. adspersa* Dunker et *C. aculeata* [(Chemnitz) Gmelin] méritent-elles d'être considérées comme espèces distinctes?

— Pour le *Crepidula aculeata*, nous avons déjà émis l'hypothèse qu'il s'agit peut-être d'une forme *aculeata* du *Crepidula porcellana* Lamarck, mais, à l'heure actuelle, nous ne pouvions pas résoudre la question, le matériel nécessaire nous manquant.

— Le *Crepidula adspersa* Dunker, qui se distingue par sa surface rugueuse, caractère tout à fait individuel et non spécifique, ne mérite pas, à notre avis, d'être séparé des formes dans lesquelles il se montre; nous avons trouvé cette sculpture *adspersa* sur des coquilles de forme « sulin » (pl. I, fig. 2), « garnot » et « jenac » (pl. II, fig. 3). Le sommet saillant qui constitue un autre caractère de l'*adspersa* se rencontre dans des formes « sulin » et « jenac »; dans le « garnot » ce caractère est moins prononcé à cause de la forme haute et courbée de la coquille.

— Quant au *Crepidula hepatica* Deshayes, il est impossible de constater s'il est une espèce distincte, parce que son lieu d'origine est inconnu. Mais les *Crepidula hepatica* que l'on a décrits de la côte africaine se rapportent tous, à notre avis, aux autres formes de ces régions; elles n'en sont que des variétés de couleur.

Nous avons constaté la couleur brune chez le « sulin » (pl. I, fig. 5), le « garnot » (pl. I, fig. 10), le « jenac » (pl. II, fig. 4) et même chez l'*aculeata*.

— Il reste donc les trois premières espèces, qui sont représentées par les *sulin*, *garnot* et *jenac* d'Adanson (1757).

Dans le riche matériel de la collection Ph. Dautzenberg que nous avons pu étudier, nous avons facilement retrouvé des formes qui sont identiques aux *sulin* (pl. I, fig. 1), *garnot* (pl. I, fig. 8) et *jenac* (pl. *II*, fig. 1) typiques. Ces formes paraissent caractériser trois espèces différentes mais nous avons trouvé des centaines d'exemplaires qui sont intermédiaires entre ces trois formes typiques.

De plus, nous avons constaté chez des coquilles d'une même couleur toutes les formes intermédiaires entre les formes typiques des « sulin », « garnot » et « jenac ». D'autre part, nous avons trouvé des coquilles de forme « sulin », couleur « garnot » (avec les deux bandes (pl. I, fig. 6, 7); de forme « garnot », couleur « sulin » (pl. I, fig. 11); de forme « jenac », couleur « sulin » (pl. II, fig. 3), etc. (voir aussi le tableau du matériel observé).

Enfin, l'examen de toutes ces formes intermédiaires nous a amenés à considérer les trois espèces d'Adanson comme étant une seule espèce. le *Crepidula porcellana* Lamarck.

— La cause de la divergence constatée dans la forme se trouve dans la facilité avec laquelle les Crépidules modèlent leur coquille sur les différents substratums auxquels elles se fixent. Sur un substratum large, on trouve les formes « sulin » et « jénac »; sur un support étroit, au contraire, il est évident que la coquille n'a pas la place nécessaire pour se développer en largeur, et il en résulte la forme haute du « garnot » (pl. I, fig. 8*a*). Sur un substratum plat ou concave, comme l'intérieur d'une autre coquille, la *Crepidula* prend la forme du « jenac » (pl. II, fig. 1*c*). Quand la surface du support n'est pas lisse, la *Crepidula* développe la même sculpture que son substratum (pl. II, fig. 5) et montre ainsi la forme *adspersa* ou *aculeata*.

— D'après ce résultat, il nous semble très probable qu'une revision de toutes les Crépidules pourrait réduire considérablement le nombre d'espèces du genre.

CONCLUSION

D'après l'examen de milliers d'exemplaires de *Crepidula* provenant de la côte occidentale de l'Afrique, nous croyons pouvoir conclure qu'il n'existe qu'une espèce de ce genre sur cette côte : le *Crepidula porcellana* Lamarck [4]. qui montre une variabilité infinie dans sa forme, sa couleur et sa sculpture.

Musée royal d'Histoire naturelle, Bruxelles.

---

[4] Il est possible que le *Crepidula aculeata* doive être considéré comme espèce distincte, mais, à l'heure actuelle, nous ne pouvons pas résoudre cette question.

CREPIDULA PORCELLANA (LAMARCK), **matériel observé.**

PAYS	LOCALITE	DATE	RECOLTEUR	Nombre d'exemplaires.	OBSERVATIONS
Rio de Oro.	Rio de Oro.		Taquin.	1	*sulin.*
Rio de Oro.	Cap Santa Ana.	2-XII-1912.	Gruvel.	1	L'exemplaire se trouve sur une coquille de *Mesalia brevialis* Lmk. et possède une forme très haute (*garnot*) à cause du support étroit.
Rio de Oro.	Cap Santa Ana. (N.-W. de la pointe Nord.)	1-XII-1912.	Gruvel.	2	16 M. : jeunes.
Mauritanie.	Cap Blanc.	1875.	de Dalmas.	8	1 *jenac;* 1 de forme *garnot* et de couleur *hepatica;* 6 de forme entre *jenac*, *sulin* et *garnot* et de couleur *sulin.*
Mauritanie.	Baie de l'Ouest.	1911-1912.	Gruvel.	617	309 de différentes formes (surtout *jenac*), couleur *albida* (quelques-unes avec le sommet fortement recourbé vers la droite comme dans l'*aculeata*); 18 ± *sulin;* 20 *garnot*, couleur *sulin;* 20 *adspersa* de différentes formes; 4 *garnot;* 21 *hepatica* de différentes formes; 225 jeunes de formes et couleurs diverses.
Mauritanie.	Port-Étienne (Baie de Cansado).	15-IV-1908.	Gruvel.	4	2 de forme *garnot* et de couleur *sulin;* 2 *jenac* très allongés.
Mauritanie.	2 milles N. du phare de Cansado.	15-IV-1909.	Gruvel.	8	plus ou moins *sulin.*
Mauritanie.	3 ½ milles N. du phare de Cansado.	15-IV-1909.	Gruvel.	9	dragage 9-10 M. : 2 *sulin* (jeunes); 6 entre *sulin* et *garnot;* 1 *garnot* (jeune).
Mauritanie.	Baie du Lévrier; Pointe Chacal.	IX-1912.	Gruvel.	1	L'exemplaire se trouve sur une coquille de *Turritella tombosa* Kiener et possède une forme très haute (*garnot*).
Mauritanie.	Baie du Lévrier; Pointe du Désert.	12-XI-1912.	Gruvel.	37	2 *sulin* sur *Amycla pfeifferi* Philippi; 10 *sulin* sur *Conus papilionaceus* Hwass.; 7 *garnot* sur *Marginella amygdala* Kiener; 3 *sulin* sur *Marginella glabella* Lin.; 5 *sulin* sur *Marginella irrorata* Menke; 8 de forme entre *sulin* et *garnot* sur *Marginella limbata* Lmk.; 2 (l'un sur l'autre) sur *Nassa miga* (bd.) Brug. (l'exemplaire qui est fixé sur le *Nassa* possède la même sculpture que celui-ci).
Mauritanie.	Baie de Cansado.	7-XII-1912.	Gruvel.	95	3 *sulin;* 92 jeunes.
Mauritanie.	Baie du Lévrier; Pointe du Marais.	11-XI-1912.	Gruvel.	5	1 *sulin* (jeune) sur *Amycla pfeifferi* Philippi; 1 de forme incertaine sur *Clavatula sacerdos* Ros. (avec la même sculpture que son support); 1 sur *Nassa miga* (Ad.) Brug. (avec la même sculpture que le *Nassa*); 2 ± *sulin* (jeune).
Mauritanie.	Bilaouah.	1906.	Gruvel.	5	4 de forme entre *sulin* et *garnot;* 1 ± *garnot* avec couleur *sulin* et structure *adspersa.*
Sénégal.	?	?	Fauvel.	1	forme *jenac*, couleur *sulin*, sculpture *adspersa.*
Sénégal.	?	1882.	Thibaudeau.	1	*sulin.*

Sénégal.	?	19-V-1889.	E. Dorr.	1	forme ± *sulin*, couleur *albida*.
Sénégal.	?	1890.	Chevreux.	3	forme *garnot*, couleur *sulin* (sur une grosse coquille).
Sénégal.	?	V-1922 (?)	Gruvel.	1	forme ± *sulin*, couleur *garnot*.
Sénégal.	Dakar.	10-III-1890.	Culliéret.	15	6 *jenac;* 2 de forme *sulin*, couleur *albida;* 6 de forme *garnot*, couleur *albida;* 1 *garnot* avec des taches à côté des bandes.
Sénégal.	Plage de Dakar (Bel-Air).	?	Chautard.	13	7 *sulin*, structure *adspersa;* 4 entre *sulin* et *jenac* de couleur *albida;* 1 forme *garnot*, couleur *sulin;* 1 *garnot*, structure *adspersa*.
Sénégal.	Plage de Dakar.	3-II-1890=10-III-1890.	?	16	4 forme entre *garnot* et *sulin;* 10 *garnot*, couleur *sulin;* 1 forme *jenac*, couleur *hepatica;* 1 avec la forme du *Crepidula aculeata* (c'est-à-dire le sommet recourbé très fort vers la droite), mais avec la surface lisse.
Sénégal.	Rade de Dakar.	5-II-1890.	Chevreux.	17	6 M. : sur des coquilles habitées par des pagures ; 1 *sulin;* 2 *sulin*, couleur *hepatica;* 3 *sulin*, sculpture *adspersa;* 10 *garnot*, couleur *sulin;* 1 *jenac*.
Sénégal.	Rade de Dakar.	7-II-1890.	Chevreux.	30	6 M. : sur des coquilles habitées par des pagures ; 27 de forme entre *sulin* et *jenac* et de couleur *albida;* 3 (l'un sur l'autre) dont le plus grand *jenac*. couleur *garnot*, les deux autres entre *sulin* et *garnot* de couleur *albida*.
Sénégal.	Anse de Dakar.	15-III-1890.	Chevreux.	9	8 M.: 8 de forme entre *sulin* et *garnot*, couleur ± *albida;* 1 *garnot*.
Sénégal.	Bel-Air.	29-III-1909.	Gruvel.	36	en face du cimetière; 35 entre *sulin* et *garnot* (surtout *garnot*), couleur *sulin;* 1 *garnot*.
Sénégal.	Gorée.	?	Cantraine.	91	36 ± *sulin* (en partie structure *adspersa*); 32 entre *jenac* et *sulin*, structure *adspersa;* 23 *jenac*, structure *adspersa* (toutes les coquilles sont roulées).
Sénégal.	Gorée.	?	von Maltzan.	9	1 *sulin;* 1 *sulin*, structure *adspersa;* 1 entre *garnot* et *sulin*, couleur *sulin;* 2 *garnot;* 3 *garnot*, couleur *sulin*.
Sénégal.	Rade de Gorée.	7-II-1890.	Chevreux.	18	15 M.: 6 *garnot;* 12 entre *jenac* et *garnot*, couleur *albida*.
Sénégal.	Baie de Hann (pointe de Bel-Air).	1-XII-1909.	Gruvel.	27	forme entre *garnot* et *sulin*, couleur *hepatica*, structure *adspersa*.
Sénégal.	Plage de Hann.	?	Chautard.	17	5 entre *sulin* et *garnot*, couleur ± *hepatica* (brun clair); 12 entre *jenac* et *sulin*, couleur *sulin* (le sommet est chez quelques-unes très pointu et proéminent).
Sénégal.	Entre Rufisque et Hann.	III/IV-1909.	Gruvel.	758	6-9 M. : 2 *garnot* sur une coquille de gastéropode et 1 *jenac* à l'intérieur de cette coquille; 529 de forme entre *jenac*, *sulin* et *garnot* (surtout *garnot*), couleur *sulin* (plusieurs ont la forme du *Crepidula lentiginosa*); 97 entre *garnot* et *sulin*, couleur *sulin;* 21 entre *garnot* et *sulin*, couleur *garnot;* 38 *garnot;* 19 *garnot*, couleur *albida;* 51 *garnot*, couleur *hepatica* (plusieurs coquilles de ce lot ont la structure *adspersa*). Dans le même lot se trouvent encore quelques milliers d'exemplaires jeunes que nous n'avons pas analysés.

CREPIDULA PORCELLANA (LAMARCK), **matériel observé** (suite).

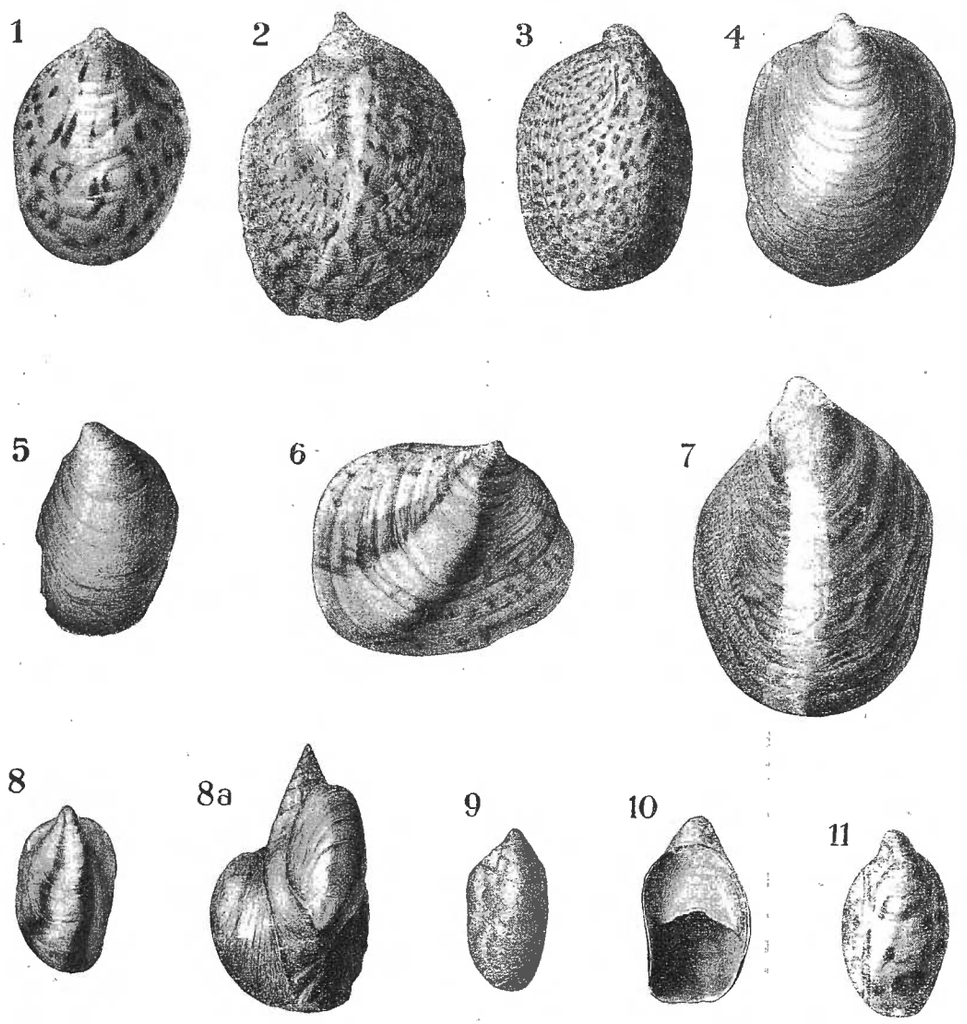
PAYS	LOCALITE	DATE	RECOLTEUR	Nombre d'exemplaires.	OBSERVATIONS
Sénégal.	Plage de Rufisque.	?	Chautard.	1	forme *sulin*, sculpture *adspersa*.
Sénégal.	Baie de Rufisque.	III/IV-1909.	Gruvel.	102	18-20 M. : 84 entre *sulin* et *garnot* (surtout *garnot*), couleur *sulin;* 17 *garnot* (1 de la forme du *Crepidula lentiginosa*); 1 *jenac*.
Sénégal.	Rufisque.	?	Gruvel.	1	*garnot*.
Sénégal.	Rufisque (sur la roche du phare).	7-IV-1890.	Chevreux.	8	1 *sulin*, couleur ± *albida;* 1 entre *sulin* et *garnot*, couleur *albida;* 6 entre *sulin* et *jenac*, couleur *albida* (quelques-unes ont la forme du *Crepidula aculeata*, mais la surface sans épines).
Sénégal.	Rufisque (sur la roche du phare).	8-IV-1890.	Chevreux.	6	1 *sulin*, sculpture *adspersa;* 5 entre *sulin* et *garnot*, couleur *sulin*.
Sénégal.	Rufisque.	19-III-1890.	Chevreux.	4	6 M. : 4 *garnot*, couleur *sulin*.
Sénégal.	Rufisque (sur l'îlot de rochers en face du phare).	20-III-1890.	Chevreux.	1	entre *sulin* et *jenac*, couleur *albida*.
Sénégal.	Cap Vert (îlot Branco).	9-XII-1895	?	4	2 *garnot;* 2 *garnot*, couleur *hepatica*.
Sénégal.	Plage de M'Bour.	?	Chautard.	7	3 forme entre *sulin* et *jenac*, couleur *sulin*, sculpture *adspersa;* 3 *garnot*, couleur *albida;* 1 *jenac*.
Sénégal.	W. du Cap Rouge en allant vers M'Bour.	III/IV-1909.	Gruvel.	20	15 forme entre *sulin* et *garnot*, couleur *sulin;* 5 forme entre *sulin* et *garnot*, couleur *garnot*.
Sénégal.	Phare des Mamelles.		Chautard.	23	2 *sulin;* 10 entre *sulin* et *jenac*, couleur *sulin*, sculpture *adspersa;* 4 *jenac*, couleur *sulin*, structure *adspersa;* 7 *jenac*, sculpture *adspersa*.
Guinée française.	Entre Conakry et le phare de Boulbiné.	7-XII-1909.	Gruvel.	10	1 *sulin*, couleur *hepatica;* 1 *garnot;* 3 *jenac;* 3 jeunes; 2 avec des côtes, dues probablement au substratum.
Guinée française.	Anse de Boulbiné.	6-XII-1909.	Gruvel.	5	3 *sulin;* 1 *garnot*, couleur *albida* (avec des côtes); 1 *jenac*.
Guinée française.	Iles de Los, W. du banc de Crawford.	8-XII-1909.	Gruvel.	4	2 *sulin;* 2 *garnot*.
Guinée française.	Iles de Los, Wharf de Tamara.	8-XII-1909.	Gruvel.	3	1 *garnot;* 1 *jenac;* 1 *adspersa*.
Guinée française.	Iles de Los.	22-XII-1909.	Gruvel.	2	*sulin*, avec des côtes, dues probablement au substratum.
Archipel du Cap Vert.	Maio.		Bouvier.	14	9 forme entre *sulin* et *garnot*, couleur *sulin*, sculpture *adspersa;* 4 *garnot*, couleur *sulin;* 1 *garnot*, couleur *hepatica*.
Archipel du Cap Vert.	S.-W. de Santa Lucia.	22/23-VII-1901.	?	2	16 M. : 1 *garnot* (roulé); 1 entre *sulin* et *jenac* (roulé).
Archipel du Cap Vert.	Baie de Praya.	28-V-1910.	Gruvel.	11	15-35 M. : 9 jeunes; 1 *garnot*, couleur *albida;* 1 *jenac*, couleur *hepatica*.

Angola.	Baie de Mossamédès.	31-V-1910.	Gruvel.	35	19 *sulin;* 4 *sulin*, couleur *hepatica;* 1 *garnot;* 11 jeunes.
	Devant Cotonou.	1909-1910.	Gruvel.	5	20-22 M. : 5 *sulin* (jeunes).
Afrique du Sud.	Cap de Bonne-Espérance.	15-II-1891.	G. Dollfus.	1	forme entre *sulin* et *garnot*, couleur *hepatica.*
Afrique du Sud.	Cap de Bonne-Espérance.	11-I-1888.		3	forme entre *sulin* et *garnot*, couleur *hepatica.*

CREPIDULA ACULEATA [(CHEMNITZ) GMELIN], matériel observé.

PAYS	LOCALITE	DATE	RECOLTEUR	Nombre d'exemplaires.	OBSERVATIONS
Sénégal.	Plage de Dakar (Bel-Air).		Chautard.	1	
Sénégal.	Plage de Hann.		Chautard.	4	
Sénégal.	Plage de M'Bour.		Chautard.	1	
Sénégal.	Cap Vert.			2	
Sénégal.	Plage au pied du phare des Mamelles.		Chautard.	7	un spécimen montre la couleur du *garnot.*
Archipel du Cap Vert.			Bouvier.	71	formes différentes, mais toutes épineuses.

PL. I.

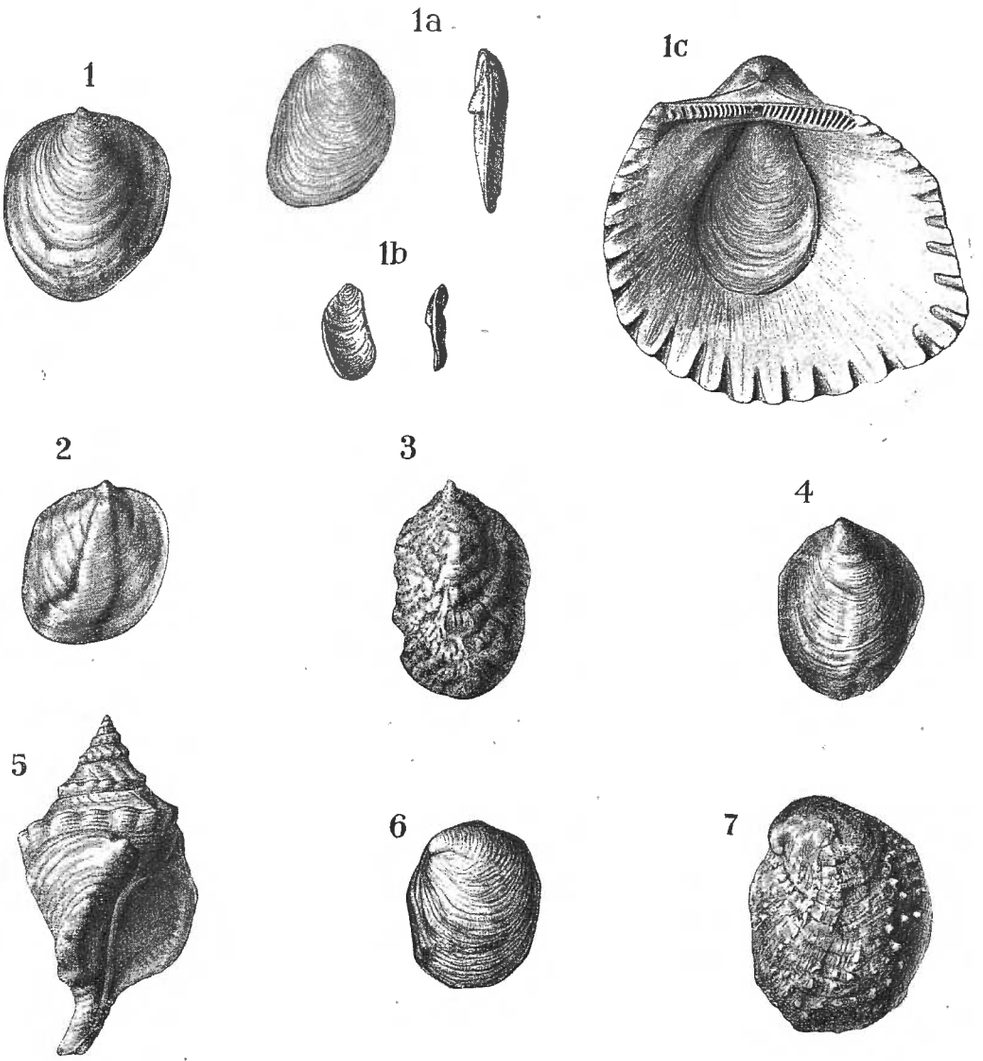


M. Thiriar del.

Crepidula porcellana LAMARCK. ×1,5.

FIG. 1. — Forme *Sulin*, couleur *Sulin*. — Loc. Port-Étienne (Gruvel).
FIG. 2. — Forme *Sulin*, couleur *Sulin*, sculpture *adspersa*. — Loc. Plage de Rufisque (Chautard).
FIG. 3. — Forme *Sulin*, couleur *tigrina*. — Loc. Phare de Mamelles.
FIG. 4. — Forme *Sulin* (dans le même lot, des formes *Garnot* et *Jenac*), couleur *albida*. — Loc. Dakar. (Culliéret, 1890).
FIG. 5. — Forme *Sulin*, couleur *hepatica*. — Loc. Afrique occidentale.
FIG. 6. — Forme ± *Sulin*, couleur *Garnot*, avec flammules latérales. — Loc. Sénégal (Gruvel, V. 22).
FIG. 7. — Forme *Sulin*, couleur *alboradiata* Turton. — Loc. ?.
FIG. 8. — Forme *Garnot*, couleur *Garnot*. — Loc. rade de Gorée, 15 M. (Chevreux, 7. III. 1890).
FIG. 8a. — Forme *Garnot*, couleur *Garnot*, in situ. — Loc. entre Rufisque et Hann.
FIG. 9. — Forme *Garnot*, couleur *albida*. — Loc. entre Rufisque et Hann (Gruvel).
FIG. 10. — Forme *Garnot*, couleur *hepatica*, face interne. — Loc. entre Rufisque et Hann (Gruvel).
FIG. 11. — Forme *Garnot*, couleur *Sulin*. — Loc. Afrique occidentale. (Joly, 30. VII. 84).

PL. II.



Crepidula porcellana LAMARCK. ×1,5. M. Thiriar del.

FIG. 1. — Forme *Jenac*, couleur *Jenac*. — Loc. Dakar (Culliéret).

FIG. 1*a*. — Forme *Jenac* plate. Loc. M'Bour.

1*b*. — Forme *Jenac* concave. — Loc. entre Conakry et le phare de Boulbiné.

1*c*. — Forme *Jenac* concave in situ. — Loc. ?.

FIG. 2. — Forme *Jenac*, couleur *Garnot*. — Loc. rade de Dakar, 6 M. (7. II. 1890).

FIG. 3. — Forme *Jenac*, couleur *Sulin*, structure *adspersa*. — Loc. phare des Mamelles.

FIG. 4. — Forme *Jenac*, couleur *hepatica*. — Loc. plage de Dakar (Chevreux, 3. II. 1890).

FIG. 5. — *Crepidula porcellana* Lam., avec la sculpture du support sur *Afer afer* Gmelin. — Loc. Baie de Cansado (Gruvel, 1911-1912).

FIG. 6. — Forme *aculeata*, couleur *albida*, sculpture lisse. — Loc. Rufisque sur le rocher du phare (Chevreux, 7. IV. 1890).

Crepidula aculeata. ×1,5.

FIG. 7. — Loc. plage de M'Bour (Chautard).

LE PHENOMENE DE L'EVAGINATION CHEZ *CYSTICERCUS BOVIS* ET LA MIGRATION DU PARASITE CHEZ L'HOMME

PAR

A. DE WAELE et L. DEDEKEN (Gand).

LOCALISATION DES LARVES

La cysticercose des bovidés est une infection qui à l'inspection passe souvent inaperçue; cependant elle doit être très répandue dans nos contrées, car il suffit à l'homme de se nourrir durant quelques semaines de viande crue pour voir le *Taenia saginata* (Goeze) se développer dans son intestin. Malheureusement la législation belge, contrairement aux lois d'autres pays, n'ordonne pas à l'inspecteur, l'incision des muscles masséters qui, on le sait, sont le gîte de prédilection des parasites. L'objet de cette note est un cas d'infection, cependant massive, qui aurait échappé à l'investigation, si par hasard la surface du cœur n'avait, à l'abatage, montré quelques excroissances de nature parasitaire. Il s'agit d'un bœuf, âgé de vingt mois, venant des environs d'Ypres et tué aux abattoirs de Gand.

La surface du cœur présentait, sous l'épicarde douze excroissances de la grosseur d'une noisette. Elles se laissaient extraire, sans difficulté, du tissu musculaire et contenaient chacune une vésicule, qu'un examen approfondi a déterminé comme étant un cysticerque appartenant à l'espèce *Cysticercus bovis*. En outre, l'incision du cœur a révélé la présence de vingt parasites dans le myocarde. Il est à noter que dans cet organe l'enveloppe kystique des larves se présentait sous forme d'une capsule épaisse et scléreuse, tandis qu'ailleurs, elle était mince et membraneuse.

Dans les autres viscères le nombre des cysticerques était restreint : le poumon gauche n'en renfermait que deux, l'un à la surface directement sous la plèvre, l'autre à l'intérieur des tissus. Un seul parasite était localisé dans la muqueuse de l'œsophage. Par contre, dans le diaphragme, une trentaine étaient régulièrement espacés sur toute son étendue.

L'infection des organes et des tissus était plus accentuée. Nous avons trouvé des parasites un peu partout dans le tissu adipeux, surtout autour des reins, des muscles pectoraux et sous le sternum. Cependant le tissu musculaire était principalement parasité : le masséter était littéralement farci de cysticerques; chaque tranche de ce muscle prenait l'aspect de vésicules à peine séparées par quelques fibres musculaires. Dans les ptérygoïdes et dans les muscles de la langue le nombre de parasites, quoique moindre, était encore important. Par ailleurs, presque tous les muscles du corps étaient infectés, surtout ceux des membres antérieurs.

L'étude de la localisation du *Cysticercus bovis*, dans le cas qui nous occupe, n'apporte aucun fait nouveau sur la répartition du parasite et sur ses proportions respectives dans les tissus, les organes et les viscères. Mais elle fait ressortir une fois de plus que, même en cas d'infection massive, les cysticerques, lors de l'abatage, ne sont apparents que sur la paroi du cœur. Il s'ensuit que, pour dépister les infections de moindre envergure, l'examen des muscles masséters, lors de l'inspection, s'impose. C'est là un contrôle facile et de grande utilité, car il contribuerait à limiter dans de grandes proportions les possibilités de développement du parasite chez l'homme, l'hôte définitif.

LE PHENOMENE DE L'EVAGINATION

Ces larves, qui toutes étaient bien vivantes, ont formé un matériel de choix qui nous a permis de reprendre, sur le *Cysticercus bovis*, les expériences que l'un de nous avait effectuées sur le *Cysticercus pisiformis* : il importait, en effet, de vérifier si les conclusions qui avaient été émises, dans ce cas particulier, sur le mécanisme physiologique des migrations, pouvaient s'appliquer à d'autres espèces et dès lors étaient susceptibles de généralisation.

L'étude du phénomène de l'évagination a fait l'objet de nos premières recherches. Quand le *Cysticercus bovis* est dégagé de son enveloppe kystique, il ne subit, de prime abord, aucune modification de forme : la première phase de l'évagination, l'expulsion du germe, qui, chez le *Cysticercus pisiformis*, a lieu d'une façon brusque et immédiate, se fait chez l'espèce envisagée d'une façon progressive et lente, pendant l'immersion dans l'eau physiologique ou le liquide de Ringer qui, au cours de l'expérimentation, succède à son extraction des tissus de l'hôte. Il faut donc admettre que chez l'espèce envisagée, ce n'est pas l'élasticité du réceptaculum qui produit l'expulsion, mais une pression osmotique qui se développe dans la vésicule par suite d'une différence de concentration existant dans le liquide externe et le contenu vésiculaire. Le phénomène s'arrête à ce stade, si des conditions particulières ne sont pas suscitées dans le milieu : en effet, comme chez le *Cysticercus pisiformis*, la seconde phase, l'évagination du scolex et du cou, nécessite la réalisation d'une valeur de pH supérieure à 6 et d'une température voisine de 37° à 39°. L'évagination se produit alors d'une façon lente et irrégulière, après plusieurs heures d'immersion.

Nous avons ensuite repris, sur les cysticerques, les essais d'activation au moyen de la bile et de ses constituants. La bile, quelle que soit son origine, possède sur le phénomène une action stimulante très marquée, quoique moins immédiate que chez le *Cysticercus pisiformis* : il faut cinq à dix minutes d'immersion pour voir le scolex apparaître et se dégager entièrement du manchon. Par la suite, la recherche de l'élément responsable qui, dans la bile, déclanche le phénomène, a démontré que les sels biliaires, indistinctement, sont les véritables agents de cette activation. L'essai subséquent des produits de décomposition de ces substances a fait apparaître une nouvelle fois l'activité des cholates et de l'acide cholique dont le pouvoir stimulant s'est montré en tous points semblable à celui des sels biliaires.

Il s'ensuit que, en ligne générale, la marche du phénomène de l'évagination, chez les deux espèces, est parfaitement comparable. On y trouve une succession identique de deux phases : l'une, l'expulsion du germe, entièrement mécanique; l'autre, l'évagination du scolex et du cou, sensible aux mêmes excitants biliaires. Il est vrai que les deux parasites ne réagissent pas avec une vitesse égale dans des milieux identiques : ce sont là des différences spécifiques, sans importance dans le problème qui nous occupe et qui d'ailleurs sont absolument normales. Ce qui importe, c'est que se trouvent confirmées d'une part, la notion d'identité fonctionnelle des diverses biles, dans le phénomène d'évagination des cysticerques, et d'autre part, la conclusion qui ramène la fonction péristaltique des sels biliaires à une propriété du radical cholique présent dans leur molécule.

COMPORTEMENT DU PARASITE DANS LES SUCS DIGESTIFS

Dans le but de comprendre le mécanisme de la migration du *Cysticercus bovis*, nous avons, après la détermination des conditions d'évagination, étudié le comportement du parasite vis-à-vis des liquides physiologiques qu'il traverse dans le système digestif de l'hôte. Les mélanges employés pour ces expériences ont été décrits antérieurement (1).

Si l'on plonge des cysticerques dans le suc gastrique, à une température voisine de 37° à 39°, on assiste à l'expulsion progressive des germes; mais, par suite du pH défavorable du milieu, l'évagination subséquente du scolex et du cou ne se produit pas, quelque soit la durée de l'immersion. Les organes vitaux de la larve se trouvent donc protégés contre l'imprégnation du liquide gastrique par le manchon dans lequel ils restent invaginés.

Si maintenant, après deux heures de séjour dans le suc gastrique, on transporte les cysticerques dans le mélange intestinal, on voit se produire, après quelques minutes, l'évagination du scolex et du cou. Par la suite, les organes

(1) DE WAELE, A., Recherches sur les migrations des Cestodes. Quatrième note. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, 1934, p. 911.)

annexes des larves, la vésicule, le réceptaculum et le manchon, dont la cuticule a subi une imprégnation préalable par l'acide du liquide stomacal, sont progressivement digérés par la pancréatine; par contre, les organes essentiels, grâce à l'imperméabilité de leur cuticule, intacte, résistent à l'action du ferment. Il est utile de noter que l'ablation préalable de la vésicule ne modifie en aucune façon le comportement du parasite dans les sucs digestifs.

L'allure du phénomène n'est guère influencée par la nature de la pancréatine : nous nous sommes servis de pancréatine de bœuf et de porc, que l'on se procure facilement dans le commerce, et aussi de ferments extraits de pancréas d'hommes et de chiens, préparés avec les soins décrits antérieurement (1). Ainsi se trouve confirmée la notion d'identité fonctionnelle des ferments chez les animaux appartenant à une même classe systématique. Il en résulte que chez le *Cysticercus bovis*, la spécificité de l'hôte définitif n'est pas dépendante de la nature des ferments digestifs, et qu'il faut, comme dans le cas du *Cysticercus pisiformis*, en rechercher les facteurs dans la nature des sels biliaires.

D'autre part, il est intéressant de signaler que le comportement des parasites, au cours de leurs pérégrinations dans les sucs digestifs de l'hôte, peut s'expliquer par deux autres notions émises précédemment : la notion de protection cuticulaire, et la notion de perméabilisation chimique de la cuticule.

LE MECANISME DE LA MIGRATION CHEZ L'HOMME

Ces observations permettent de comprendre le comportement de *Cysticercus bovis* au cours de sa migration, dans le système digestif de l'hôte. Lors de l'ingestion par l'homme, d'organes contaminés, les cysticerques peuvent ou bien traverser la bouche intacts, ou bien être déchirés par la mastication : si, dans cette dernière éventualité, le manchon du germe est atteint, le scolex sera exposé ultérieurement à l'imprégnation successive du suc gastrique acide et du liquide intestinal alcalin, et par conséquent sera digéré par la pancréatine. La mastication peut donc, en rompant le manchon, mettre une fin à l'évolution du parasite.

Il en est tout autrement quand seule la vésicule est atteinte, ou quand le cysticerque est avalé intact : dans ce cas, le contact du liquide stomacal aura pour conséquence d'expulser le germe; mais l'évagination du scolex, par suite du pH défavorable du milieu ne se fera pas. Seul le manchon du germe sera donc exposé à l'imprégnation néfaste de l'acide du suc gastrique. Déversé par le pylore dans le duodénum, le parasite sera imprégné par l'alcali du suc pancréatique et par la bile : la valeur du pH s'accroît; les sels biliaires stimulent les contractions péristaltiques du manchon, produisant l'évagination du scolex

(1) De Waele, A., Recherches sur les migrations des Cestodes. Premier note. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, 1933, p. 654.)

et du cou. En même temps les organes annexes du parasite, le manchon tout comme le réceptaculum et la vésicule, dont la cuticule a été perméabilisée par l'imprégnation successive d'un liquide acide et d'un liquide alcalin, seront progressivement disloqués par l'action digestive de la pancréatine qui s'infiltre dans leurs tissus. Par contre, les organes vitaux, le cou et le scolex, qui ont été protégés contre le contact du liquide gastrique, présentent au ferment pancréatique une cuticule intacte et imperméable. Dès lors, plus rien ne s'oppose au développement du jeune Cestode : le scolex va se fixer à la muqueuse intestinale et le cou se mettra à bourgeonner une chaîne de proglottis.

Université de Gand, Laboratoire de Parasitologie.

BIBLIOGRAPHIE

DE WAELE, A., Étude de la fonction biliaire dans le phénomène de l'évagination chez les cysticerques des Cestodes. (*Annales de Parasitologie humaine et comparée*. Paris, XII, 1934.)

— Recherches sur les migrations des Cestodes. Première, deuxième et troisième note. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, 1933); quatrième note (*Idem*, 1934); cinquième note (*Ibidem*, 1935.)

OBSERVATIONS SUR LES MANŒUVRES RESPIRATOIRES CHEZ LES ANOURES AGLOSSES

PAR

Victor WILLEM (Gand).

En 1931 (1), après avoir eu l'occasion d'observer des *Xenopus* vivants, j'ai exposé que les Aglosses occupent, au point de vue des manœuvres respiratoires, une place exceptionnelle dans le groupe des Amphibiens. C'est que *Xenopus* présente, d'une part, à l'état adulte, une respiration *bucco-pharyngienne aquatique* analogue à celle des larves des autres Anoures et des Tritons adultes vivant sous l'eau : une alternance d'expirations par les narines, brusques, et d'inspirations beaucoup plus lentes, au rythme d'environ 50 par minute. Il constitue ainsi une exception parmi les Anoures adultes.

Et, d'autre part, il présente un mode de *ventilation pulmonaire* absolument unique chez un Amphibien : tandis que chez tous les autres Amphibiens, archaïques ou évolués sous ce rapport, le gonflement pulmonaire de la phase inspiratrice se fait par une sorte de déglutition, vers les poumons, d'air préalablement aspiré dans la cavité bucco-pharyngienne, l'inspiration pulmonaire est ici une *aspiration abdominale* comparable à celle des Reptiles.

C'est-à-dire que le *Xenopus*, venant de temps en temps respirer à la surface, l'eau de la cavité bucco-pharyngienne est d'abord expulsée par un relèvement du plancher buccal; puis surviennent des manœuvres répétées de ventilation buccale, par les narines ouvertes : une forme assez fugace de respiration bucco-pharyngienne aérienne, beaucoup moins développée que chez les autres Amphibiens.

Et ensuite surviennent une série de manœuvres correspondant à la ventilation pulmonaire.

Chacune de ces manœuvres débute par une expiration, relativement courte, pendant laquelle l'air pulmonaire s'échappe directement par les narines ouvertes.

---

(1) V. WILLEM, Les manœuvres respiratoires chez les Poissons et les Amphibiens. (*Mémoires in-4° de l'Académie royale de Belgique*, 2e série, t. X, 1931 [pp. 139-155].)

Puis survient une inspiration buccale et pulmonaire à la fois, les narines grandes ouvertes, au cours de laquelle de l'air extérieur pénètre directement dans les poumons. Le mécanisme de cette dernière manœuvre, exceptionnelle chez un Amphibien, est en rapport avec une disposition particulière de la musculature abdominale.

Les muscles longitudinaux (2), le m. rectus abdominis, doublé d'un long m. pectoralis abdominalis, le m. latissimus dorsi, au lieu de s'insérer, postérieurement, sur le bassin, s'attachent ventralement et dorsalement sur une portion plus ou moins étendue du fémur. Cette disposition, qui donne au tronc des Aglosses sa forme carrée remarquable, fait que la semi-flexion des cuisses, qu'adopte le *Xenopus* venant respirer à la surface, entraîne, dans la mesure où elle s'accompagne de la tension des muscles longitudinaux de l'abdomen, un accroissement notable de la cavité abdominale; là me paraissait résider le facteur principal de l'aspiration abdominale signalée ci-dessus.

Comme muscles essentiellement expirateurs apparaissent immédiatement le transversus et l'obliquus externus, qui produisent un resserrement général des flancs. En outre, l'observation directe fait apercevoir, à l'expiration, un relèvement de l'appareil sternal, qui comprime la région antérieure de la cavité abdominale et qui est vraisemblablement opéré par les portions sternale et coracoïdienne du m. pectoralis.

Tels sont, en résumé, les faits que j'avais observés sur le mécanisme de la ventilation pulmonaire chez *Xenopus*. Mais deux grands exemplaires vivants de *Pipa* m'ont récemment révélé d'autres manœuvres, très inattendues, que je n'avais pas remarquées chez l'autre Aglosse, de taille relativement petite, et dont la manipulation est très difficile en raison de l'extrême viscosité de la peau.

OBSERVATIONS SUR « PIPA AMERICANA »

A.

Tout d'abord, il ne reste pas de trace, chez cet Aglosse, de la *respiration aquatique bucco-pharyngienne* constatée chez *Xenopus* : disparition probablement en rapport avec le fait que les larves de *Pipa* ne se développent plus librement dans l'eau.

De fait, chez le *Pipa* immergé, généralement à plat sur le fond de l'aquarium, on ne perçoit aucun mouvement du plancher buccal et les narines restent fermées.

L'animal reste, pendant des périodes très longues, absolument immobile, dans la position horizontale, et son corps, si singulièrement aplati, prend alors une forme curieuse, qui ne s'observe pas chez les échantillons conservés : la

(2) Voir la disposition de ces muscles sur les figures ci-jointes, qui concernent *Pipa* : fig. 3, *1*; fig. 2, *M3*; fig. 4, *Mld*.

région latérale de l'abdomen se soulève, des deux côtés, en volumineuses protubérances dorsales (fig. 1), tandis que les régions ventrales correspondantes s'excavent d'autant. Cette déformation résulte de la poussée verticale exercée par le contenu de chaque poumon sur les parois abdominales en relâchement musculaire (3). La dite déformation diminue lorsque l'animal se met en mouvement et disparaît lorsqu'il se dirige verticalement vers la surface.

D'autre part, j'ai observé une fois, chez un de mes échantillons, dressé contre la paroi, les narines émergeant, des mouvements correspondant à une *ventilation bucco-pharyngienne* : des séries d'une dizaine de balancements rapides du plancher buccal, se succédant à quelques minutes d'intervalle. Ces

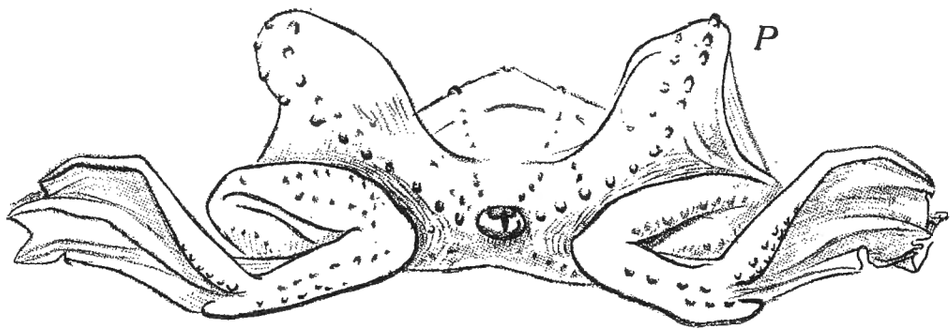


FIG. 1. — *Pipa*, à plat sur le fond de l'aquarium, vu dans le sens postéro-antérieur.
P, soulèvement de la paroi abdominale sous la poussée du poumon.

manœuvres n'intéressaient que la tête, sans participation du sternum ou des flancs; chaque série débutait par un abaissement du plancher buccal, accompagné d'un fort relèvement du museau par flexion de la nuque. Il persiste donc, chez *Pipa*, au moins une trace de la respiration bucco-pharyngienne aérienne, qui peut être si importante chez d'autres Amphibiens.

B.

Lorsque l'animal vient à la surface ventiler ses poumons, on le voit ordinairement se dresser dans l'eau, nager verticalement, pousser ses narines hors du liquide et presque immédiatement couler à pic, sans que l'observateur ait pu saisir l'allure de la manœuvre respiratoire. D'autres fois, le niveau de l'eau ayant été abaissé dans l'aquarium, on trouve l'animal dressé plus ou moins obliquement

(3) A l'état normal, chaque poumon s'étend dans le sens caudal, jusqu'au muscle crural, occupant tout l'espace libre; mais chez la plupart des échantillons conservés, on trouve le poumon partiellement contracté (voir les figures de BEDDARD, par exemple) : semblable décollement du poumon de la paroi abdominale est le résultat d'une fixation lente, qui a permis l'aspiration dans la cavité abdominale d'une quantité, souvent considérable, de liquide lymphatique.

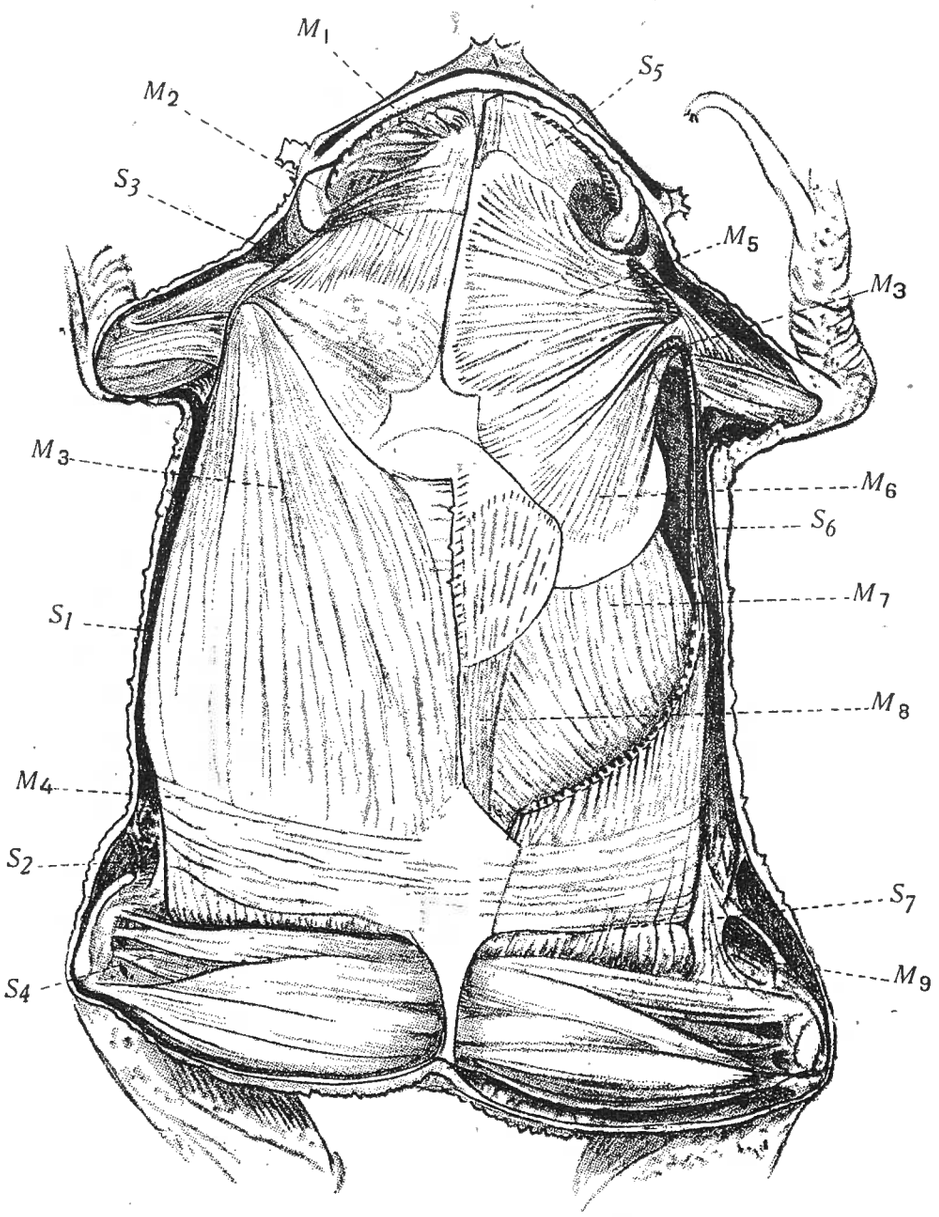


FIG. 2. — *Pipa*, muscles de la face ventrale.

A gauche, plan superficiel, après enlèvement de la peau. *M1*, musculus submaxillaris; *M2*, m. sterno-maxillaris (MAYER) et sa lame tendineuse d'insertion sur le sternum; *M3*, m. pectoralis abdominalis (obliquus externus, C. MAYER); *M4*, m. obliquus externus; *S1*, sinus lymphatique ventral; *S2*, sinus lymphatique dorsal; *S3*, sinus lymphatique brachial; *S4*, sinus lymphatique fémoral.

A droite, après enlèvement du complexe du m. submaxillaris, de la barre mince du sterno-maxillaris, ainsi que de la portion antérieure du m. pectoralis abdominalis (*M3*), jusqu'à sa ligne de soudure avec la face ventrale du m. transversus (*M7*); on découvre ainsi : *S5*, le sinus lymphatique submaxillaire; *M5*, le m. coraco-radialis; *M6*, le m. pectoralis (pars coracoidea); *C*, la lame cartilagineuse du coracoïde; *M7*, le m. transversus, plongeant sous le coracoïde; *S6*, portion latérale du sinus lymphatique sternal, s'étendant dans le sens ventral, en lame mince sur les organes précédents et sous les expansions cartilagineuses sternales, là où le m. rectus abdominis ne rattache pas l'appendice sternal au plan du m. pectoralis abdominis; *M8*, le m. rectus abdominis, s'insérant en avant sur la face dorsale de la lame cartilagineuse sternale; *S7*, masse spongieuse du septum inguinal, dans laquelle se distingue un grand orifice, conduisant dans un diverticule du sinus coiffant, sous le péritoine de la cavité abdominale, le m. cruralis, *M9*.

contre une vitre, soutenu par l'appui de deux orteils sur le fond, le museau émergeant quelque peu. Et non inquiété, il peut rester ainsi longtemps, les narines ouvertes ou plus ou moins fermées, immobile, sans qu'une déformation de ses flancs révèle une manœuvre respiratoire. De la sorte, l'étude, dans les conditions normales, de la ventilation pulmonaire, qui ne se reproduit qu'à de longs intervalles, survient à l'improviste et se réalise ordinairement en moins d'une seconde,

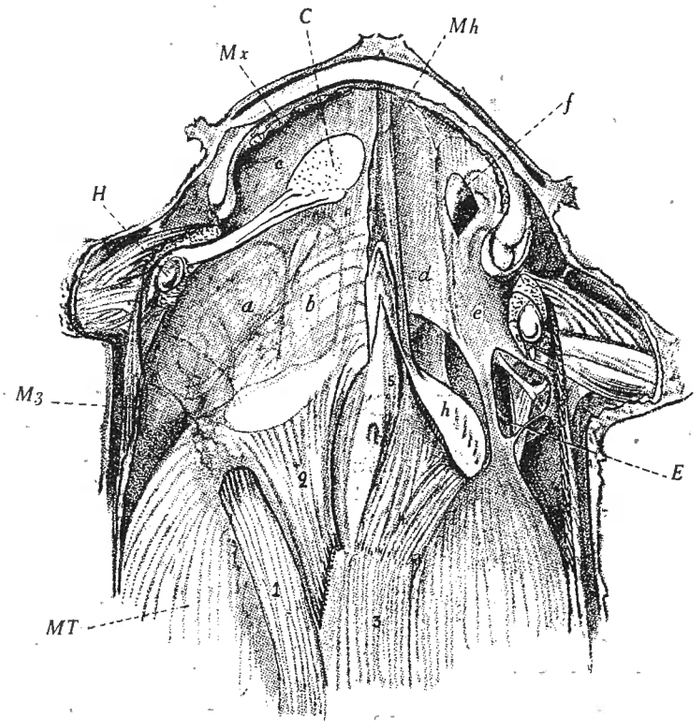


FIG. 3. — *Pipa*. Muscles et sinus lymphatiques de la face ventrale, sur un plan plus profond.

A. — *A gauche*, on a enlevé la ceinture scapulaire, dont on n'a conservé, comme repère libre, que la clavicule et l'expansion rostrale du coracoïde (*C*); est ainsi mise à nu la partie antérieure d'un grand sinus (s. sternalis de GAUPP ?), divisé en deux lobes (*a* et *b*) qui s'encastrent dans une cavité similaire logée sous le système des muscles submaxillaires (*c*); il s'étend en arrière sur le coracoïde, le sternum, à la face ventrale du m. rectus (*1*) et du m. sterno-hyoïdien (*2*).

B. — *A droite*, l'enlèvement du m. rectus abdominis, du m. sterno-hyoideus et de la lamelle mince qui forme le plafond du sinus précédent met à nu une grande cavité lymphatique plate, s'étendant en deux lobes (*d*, *e*) jusqu'à la mâchoire inférieure, immédiatement sous le plancher buccal; j'ai supposé enlevée une portion de son plafond, de façon à montrer la limite latérale de la paroi du tube digestif et un espace lymphatique s'étendant au-dessus du plafond de la cavité buccale, sous la base du crâne. Plus en arrière, la portion principale de ce grand sinus thoracique, limitée latéralement par la paroi des flancs (m. pectoralis abdominalis et m. latissimus dorsi), médialement par la paroi de la cavité abdominale (m. transversus), paraît s'arrêter plus en avant contre l'hyoïde (*H*) et le m. hyo-maxillaris (*Mh*); en fait, le lobe *c* se prolonge, entre l'hyoïde et la face ventrale de l'œsophage, jusqu'au péricarde; et, d'autre part, du côté dorsal de la membrane *e* et de la bride qui l'attache au m. transversus, le même sinus s'élève jusqu'au système des muscles costaux, et de là, dans le sens médial, jusque sur la face dorsale de l'œsophage (où il rejoint son équivalent de l'autre côté) et dans le sens rostral, dépassant l'articulation de l'humérus, il rejoint l'espace suspharyngien aperçu par la fenêtre *f*; en arrière, du côté dorsal de l'œsophage, il atteint le milieu de la longueur du coccyx.

M3, m. pectoralis abdominalis; *E*, extrémité de l'avant-dernière côte; *MT*, m. transversus; *1*, m. rectus abdominalis; *2*, m. sterno-hyoideus; *3*, *4*, *5*, muscles allant, sur un plan plus dorsal, à l'hyoïde : probablement différenciés du m. transversus.

ne m'a pas beaucoup éclairé sur le mécanisme de la manœuvre. Tout au plus ai-je vu que la plongée s'accompagne — ou est suivie — de l'expulsion d'une certaine quantité d'air, qui peut atteindre deux centimètres cubes.

Mais la première manipulation d'un sujet extrait de l'eau et maintenu par les deux membres postérieurs serrés l'un contre l'autre, m'a immédiatement révélé un facteur nouveau, très inattendu : les *variations de la dimension longitudinale de l'abdomen, en raison de la mobilité du bassin sur le sacrum*. Un jeu considérable : chez un *Pipa*, qui mesure ordinairement 14 centimètres de l'extrémité du museau à l'anus, il est de 1 1/2 centimètre et peut atteindre, par faible traction expérimentale, vingt millimètres.

La figure 4 montre le développement considérable des apophyses transverses de la vertèbre sacrée, soudée d'ailleurs au long coccyx, disposition assez particulière aux Aglosses. Or, le tranchant arrondi de chacune de ces apophyses, en forme de hache, peut glisser, dans le sens longitudinal, dans une gouttière formée ventralement par la surface dorso-médiale de l'iléon et dorsalement par une zone fortement renforcée de la fascia dorsalis, qui s'attache là à l'iléon.

En fait, toute l'apophyse transverse est logée et se meut dans une cavité lymphatique; celle-ci se termine en arrière dans la selle formée par la fourche des deux portions du m. iliacus internus (i, f.) [4]. En avant, la pointe rostrale du tranchant du sacrum peut un peu dépasser la pointe de l'iléon, dans une expansion latérale du même sinus, dont la portion dorsale s'étend, le long de la colonne vertébrale, entre la fascia dorsalis et le paquet des muscles vertébraux.

Le sacrum, et avec lui toute la colonne vertébrale et la région du corps qui en est solidaire, est tiré en avant par la contraction d'un fort muscle coccygeo-iliacus (*ci*, fig. 4), qui s'insère, d'une part, sur la région latérale du coccyx et, d'autre part, passant sous l'expansion de la vertèbre sacrée, sur les deux tiers antérieurs du bord médial de l'iléon.

Comme antagonistes de ce gros muscle, dont la contraction allonge la distance comprise entre la tête et l'anus, peuvent coopérer une série de muscles qui unissent directement ou indirectement le tronc au bassin ou aux fémurs : entre autres, *a*) ventralement, le m. pectoralis abdominalis (fig. 2, *M3*), le m. rectus abdominis (fig. 3, *1*) et peut-être le m. transversus (fig. 2, *M7*); *b*) dorsalement, le m. latissimus dorsi (fig. 4, *Mld.*); *c*) plus profondément, le m. pulmonum proprius (fig. 5, *p.*), considéré à tort par C. Mayer comme un muscle inspirateur et dont l'étude fonctionnelle m'a conduit à des constatations intéressantes, formant le chapitre suivant de mon travail.

En résumé, il faut comprendre comme suit la *manœuvre de la ventilation pulmonaire* :

L'animal se dirigeant vers la surface contracte les muscles de la paroi abdo-

[4] Le m. iliacus internus (fig. 4, *i.f.*) est formé de deux chefs : le principal part de la moitié postérieure du bord médial de l'iléon; l'autre, plus dorsal et beaucoup plus court, d'une insertion ovalaire sur la face ventrale de la fascia dorsalis. Les deux chefs se réunissent en une masse effilée qui se termine sur la partie dorsale de la base du fémur.

minale (ce qui est indiqué par la disparition des protubérances pulmonaires). Et de la sorte, comme chez tous les Amphibiens, la manœuvre pulmonaire, dès l'arrivée à la surface, débute par une expiration rapide. Puis, immédiatement, se produit une contraction, inspiratoire, des muscles coccygeo-iliaques; ensuite, au moment de la replongée, une expiration, ramenant le contenu pulmonaire à

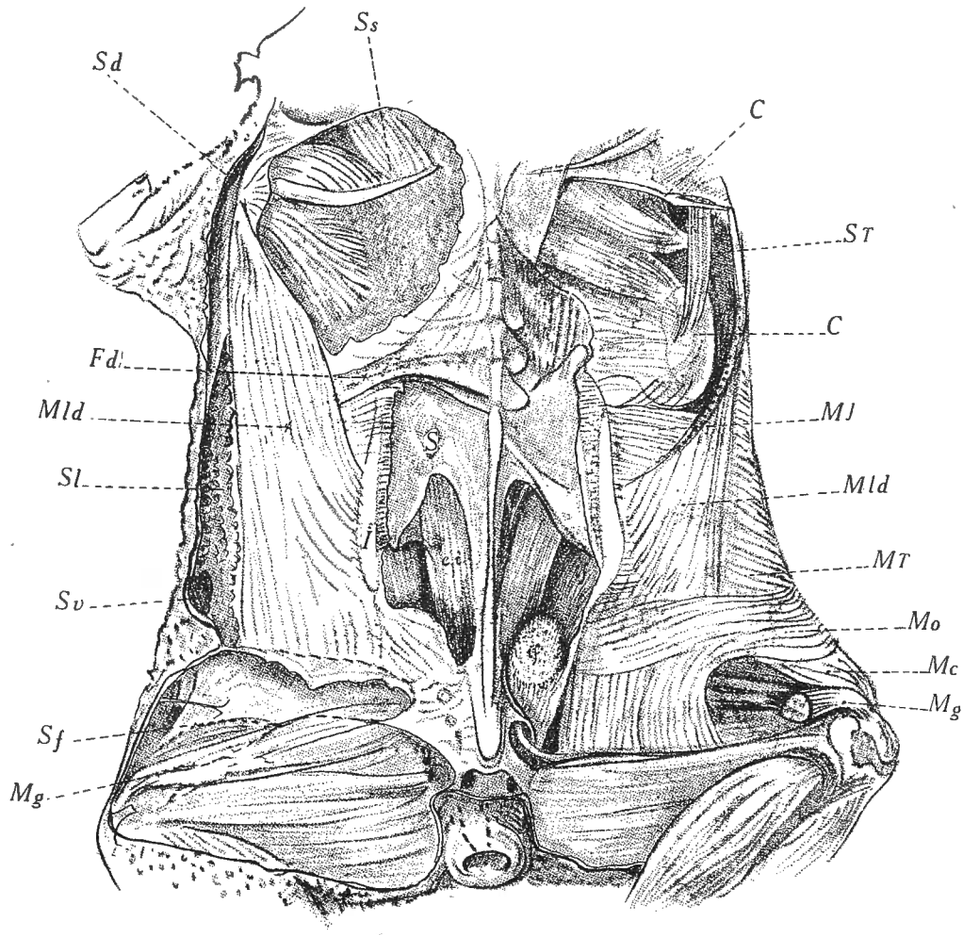


FIG. 4. — *Pipa*. Muscles et sinus lymphatiques de la face dorsale du tronc.

A. — *Côté gauche*, immédiatement sous la peau enlevée : *Sd*, sinus lymphatique dorsal; *Sl*, sinus lymphatique latéral, lacuneux; *Sv*, communication avec le sinus lymphatique ventral; *Sf*, diverses parties du s. lymphatique fémoral : septa indiqués par des traits interrompus; *Ss*, sinus scapulaire; *Fd*, fascia dorsalis, plissée par la flexion de la colonne vertébrale; *Mld*, m. latissimus dorsi; *Mc*, m. cruralis, vu par transparence; *Mg*, m. glutaeus magnus; *I*, iléon; *Ci*, m. coccygeo-iliacus; *S*, apophyse transverse du sacrum; par une fenêtre pratiquée dans la fascia dorsalis, entre l'iléon et le sacro-coccyx, on découvre le m. coccygeo-iliacus (*ci*) et le m. iliacus externus (*if*). Une fenêtre pratiquée dans la fascia dorsalis découvre la partie dorsale du sinus lymphatique, qui contient le système de l'omoplate.

B. — *Côté droit* : Ont été enlevées, en outre, la fascia dorsalis, la partie postérieure de l'omoplate (*O*) et une partie du m. latissimus dorsi (*Mld*), et, en arrière, le m. gluteus magnus (*Mg*). *ST*, grand sinus lymphatique; *C*, extrémité élargie, cartilagineuse, de la dernière côte; *MJ*, m. obliquus internus; *MT*, m. transversus; *Mo*, m. obliquus externus; *Mc*, m. cruralis; *Mg*, m. glutaeus magnus sectionné.

un volume permettant la pose tranquille sur le fond. Comme je l'ai dit, le volume de l'air renouvelé est d'environ 2 à 3 centimètres cubes.

C.

Au cours des manipulations faites pour étudier les manœuvres respiratoires chez mes *Pipa*, j'ai remarqué un autre fait curieux : *l'extensibilité extraordinaire de la cavité œsophagienne.*

On représente d'ordinaire, d'après les exemplaires conservés, le pharynx et l'œsophage de *Pipa* réduits à une sorte d'entonnoir étroit, plissé longitudinalement (5). Mais je constate que chez mon exemplaire, qui mesure 14 centimètres de l'extrémité antérieure à l'anus, je puis, par la bouche que j'entrouvre de force, enfoncer mon index dans la cavité pharyngienne, de 11 centimètres, avant de sentir la résistance du fond; l'origine de l'estomac est reportée à près d'un centimètre de la pointe du stylet coccygien. En même temps, on peut sentir que la cavité s'est élargie, latéralement, jusqu'à la tête de l'humérus.

Comment semblable extension peut-elle se comprendre? Divers muscles sont susceptibles de dilater les parois de la partie antérieure du tube digestif :

1° Les m. sterno-hyoïdiens (*2*, fig. 3), qui vont de la ligne médiane de la face dorsale du sternum (fig. 2) à chaque expansion postérieure de l'hyoïde, lesquelles font partie de la paroi ventrale du pharynx.

2° Un groupe de trois chefs (*3*, *4*, *5*, fig. 3) plats et minces, allant, de la paroi abdominale, s'insérer, plus profondément que les précédents, sur diverses régions des cornes postérieures de l'hyoïde. Il faut les considérer comme des parties individualisées du m. transversus.

3° Le muscle transverse celui-ci dorsalement (fig. 4, *MT*), s'insère sur une grande partie de la longueur du bord latéral de l'iléon, plus en arrière sur la fascia dorsalis, et ensuite sur les deux tiers proximaux du fémur (entre le m. cruralis et le m. glutaeus magnus; les fibres de ce muscle lamellaire courent d'abord transversalement sous le m. latissimus dorsi, se retrouvent latéralement dans le triangle formé par le bord de ce m. latissimus et celui du m. pectoralis abdominalis; ventralement (fig. 2, *M7* et fig. 3, *MT*), ses fibres se dirigent dans le sens nostral, pour s'attacher, au-dessus de la ceinture scapulaire, au péricarde et à la paroi ventrale de l'œsophage; la traction se fait ainsi vers l'arrière et dans la direction latérale.

4° Du côté dorsal du tube digestif intervient ce muscle remarquable, observé seulement chez les Aglosses et signalé pour la première fois, chez *Pipa*, par C. Mayer (1815) (6), sous le nom de m. pulmonum proprius, parce que ce

(5) Fait exception la figure de Grönberg : Zur Anatomie der Pipa americana (Taf. 87, Fig. 3). (*Zoologische Jahrsbücher* [*Anat. und Ontogenie*], Bd. 7, 1894.)

(6) C. Mayer, Beiträge zur einer anatomischen Monographie der Rana pipa. (*Verhandlungen der K. Leop. Carol. Akad. der Naturforcher*, Bd. IV, 1825.)

morphologiste lui attribuait comme fonction une dilatation, inspiratoire, du poumon. En fait, comme l'a déjà fait remarquer BEDDARD (1895) (7), ce muscle naît, postérieurement, par un chef étroit sur le fémur, à côté du bord distal du m. iliacus externus (fig. 5, *P*); il court d'abord, dans la direction rostrale, parallèlement à ce muscle, puis s'étale en un large éventail qui court sous le péritoine dorsal, et dont la partie latérale, une lame mince, s'arrête sur la région dorsale du poumon, le long d'une ligne (*p*) qui comprend une bonne portion de la soudure de ce poumon à la paroi abdominale. La portion principale de l'éven-

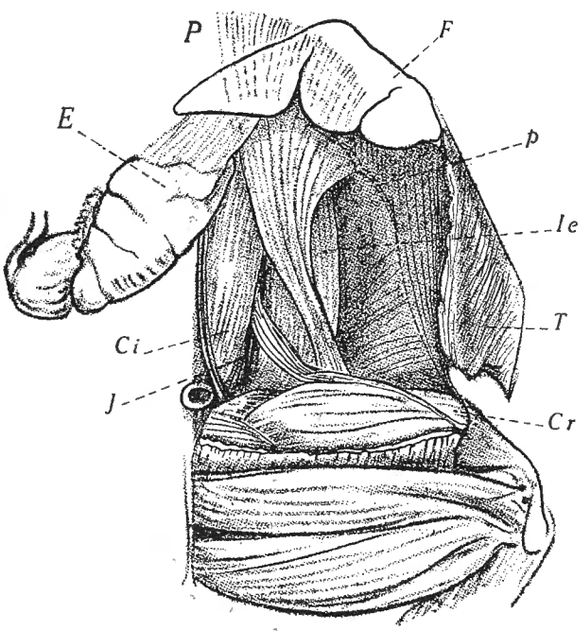


FIG. 5. — *Pipa*. Cuisse et cavité abdominale, côté gauche; vue ventrale : la paroi abdominale a été rabattue vers l'extérieur; le péritoine est enlevé.
P, insertion antérieure du m. pulmonum proprius; *F*, foie supposé transparent; *p*, attache du poumon à la paroi dorsale; *Ie*, m. iliacus externus; *T*, m. transversus, à la face intérieure de la paroi rabattue; *Cr*, m. crural is, à l'intérieur de la cavité abdominale; *J*, iléon; *Ci*, m. coccygeo-iliacus; *E*, estomac déjeté à droite.

tail, cependant, plus médiale, s'insère sur l'attache du foie et sur la région dorsale du pharynx.

L'expansion du tube digestif est facilitée, dans le sens transversal tout au moins, par l'existence entre lui et la paroi du corps, dans la région de la base du membre antérieur (fig. 3) d'une grande cavité lymphatique, dont le contenu peut refluer dans le reste du système, si développé, des sinus lymphatiques. Cet aspect de la question a naturellement attiré mon attention sur le système lymphatique de *Pipa*; mais mon entreprise était singulièrement limitée par la parcimonie de

(7) F. E. BEDDARD, On some points of the Anatomy of Pipa americana (*Proceedings Zool Soc. London*, 1895 [p. 831].)

mon matériel et son état de conservation. Ainsi, je ne me suis pas évertué à établir la synonymie compliquée des sinus que je repérais et dont seul le rôle m'importait. Ce qu'il faut remarquer présentement, c'est que les parois du pharynx et de l'œsophage baignent de toutes parts dans des cavités lymphatiques, étendues dans le sens transversal, réduites dans le sens vertical et d'ailleurs souvent superposées en plusieurs étages, disposition qui facilite singulièrement leurs mouvements et explique l'extensibilité observée.

Dans la direction caudale, ce sont les viscères abdominaux qui seront déplacés, et il interviendra comme adjuvant sérieux, la contraction des m. coccygeo-iliaques qui peut ajouter, dans les cas extrêmes, avons-nous vu, presque deux centimètres à la longueur de l'abdomen.

Il restait à se rendre compte de la signification de cette extensibilité de l'œsophage dans la vie normale de *Pipa*. Partant du fait que nous alimentons nos sujets au moyen de vers de terre, qu'ils avalent goulûment, il était raisonnable de supposer que la manœuvre en question permet une capture rapide de proies multiples et que l'organe joue le rôle de jabot.

En effet, ayant offert à un exemplaire une ration renforcée, j'ai vu l'animal avaler en cinq minutes une quarantaine de lombries d'une dizaine de centimètres de long, les derniers avec la même précipitation vorace que les premiers. Il saisit chaque proie au moyen des mâchoires et l'ingurgite par des happements successifs, qui projettent le rostre en avant, ainsi, naturellement, que tout l'avant-train, tandis que l'arrière-train reste plus ou moins solidaire du sol, sur lequel il est posé; en d'autres termes, chaque happement s'accompagne de la contraction des muscles coccygeo-iliaques; très certainement aussi s'exécute, dans une mesure qui semble varier, la manœuvre d'extension de l'œsophage, car, presque chaque fois, on voit ensuite de l'eau rejetée par les commissures de la bouche fermée (8). Ce n'est que dans les cas difficiles que les deux membres antérieurs exécutent ou esquissent des mouvements d'adduction, de façon que les mains poussent la proie vers l'arrière; cette manœuvre est moins fréquente que chez *Xenopus*.

Après semblable repas, qui comporte une masse alimentaire égale à plus d'un tiers du volume de l'animal, *Pipa* a naturellement perdu sa minceur antérieure : le profil du corps indique le gonflement momentané de la région gulaire et celle du ventre.

Puis, le repas cessant, s'exécutent spasmodiquement une série de manœuvres analogues : jeu longitudinal très accentué de l'articulation coccygeo-iliaque, l'arrière-train étant projeté en avant avec brusquerie; un étranglement relatif en forme de ceinture apparaît un peu en avant des pointes iléales, traduisant vraisemblablement un mouvement péristaltique du fond de l'œsophage. Entre-temps,

(8) Quand on détermine un *Pipa*, extrait de l'eau, à gonfler son jabot, l'expulsion ultérieure de l'air absorbé s'accompagne d'une vibration des commissures labiales produisant une sorte de grondement inusité.

la fente buccale s'entrouvre quelquefois et laisse échapper une ou deux extrémités d'un lombric, qui sont reprises d'un mouvement de la tête projetée en avant. De temps en temps, un soulèvement du plancher buccal refoule vers l'arrière le contenu de la cavité buccale proprement dite. Après une vingtaine de minutes, le plancher buccal a repris sa position ordinaire; la ligne correspondant à la ceinture scapulaire la continue comme antérieurement : indices du passage dans l'estomac de tout le contenu du jabot. On s'assure, en entr'ouvrant la fente buccale, que cette cavité est vide et même que l'extrémité du doigt, en excitant son fond, peut encore s'y enfoncer à dix centimètres du museau (l'animal étant suspendu par les deux bras); pendant cette tentative, l'abdomen devient naturellement plus volumineux encore.

*
* *

Il existe donc chez les Aglosses un procédé assez particulier de happement des proies, par un engloutissement rapide d'une forte quantité d'eau; il n'est guère applicable qu'à des proies vivant dans l'eau; un volume égal d'air n'aurait pas une puissance comparable, capable, comme je l'ai vu accidentellement, de projeter dans la bouche un caillou arrondi d'un demi-centimètre cube. Le mécanisme en question est donc lié à la vie aquatique particulière aux Aglosses.

Il nécessite l'expansion décrite ci-dessus de l'œsophage; mais avec cette acquisition fondamentale marchent de pair : la forme particulière de l'appareil hyoïdien, le développement extraordinaire du muscle transverse, l'existence du m. pulmonum proprius, la forme des mains (les membres postérieurs ne servant plus à la locomotion), le développement du volume du système lymphatique, la régression de la langue...

D'autre part, avons-nous vu, les manœuvres de la déglutition sont celles de la ventilation pulmonaire : jeu alternatif rythmique des m. coccygeo-iliaques et de leurs nombreux antogonistes, dont le m. pulmonum proprius. Il y a là un ensemble très important de dispositions anatomiques connexes, propres aux Aglosses parmi les Anoures; et il est curieux de remarquer que, tout en étant liées en fin de compte à une condition de vie primitive, elles sont toutes cœnogénétiques. Des recherches d'anatomie comparée doivent nous dire comment elles se rattachent aux structures fondamentales des Anoures, c'est-à-dire nous faire comprendre comment, d'une souche archaïques d'Anoures sont dérivés les Aglosses.

L'INSTINCT ET L'INTELLIGENCE CHEZ LES MOLLUSQUES

Les Gastéropodes perceurs de coquilles

PAR

L. VERLAINE (Liége).

Nous devons à P. PELSENEER d'avoir remarqué que les Gastéropodes perceurs forent très généralement leurs trous dans les coquilles des Lamellibranches au niveau de la glande génitale.

Cette curieuse conduite du prédateur vis-à-vis de sa proie devient particulièrement évidente, lorsqu'on compare, avec P. PELSENEER, les orifices pratiqués par les *Natica Alderi* dans les *Donax vittatus*, les *Tellina balthica* et diverses *Mactra*, dont la glande génitale est concentrée sous la partie moyenne de la coquille, avec les orifices forés par les *Purpurea lapillus* dans les *Mytilus edulis*, dont la glande génitale s'étend jusqu'au bord du manteau.

La glande génitale serait donc l'organe du Lamellibranche le plus riche en substances nutritives pour les Natiques, et la très grande majorité de celles-ci posséderaient une connaissance innée de sa position ou bien elles apprendraient à la repérer.

Pour établir ce qu'il en est, il conviendrait d'observer les toutes jeunes Natiques, lorsqu'elle attaquent leurs premières proies. Mais cette étude, sans être impossible, me paraît cependant devoir présenter de très grandes difficultés. En attendant qu'on l'ait faite, il n'est pas sans intérêt d'interpréter les perforations que présentent les coquilles rejetées par la mer sur l'estran :

« Les cas des trous observés en dehors du contour de la glande génitale de la victime (*Donax* ou *Tellina*), écrit P. PELSENEER [1], paraissent représenter des essais infructueux ou entrepris mal à propos par des Mollusques perceurs « inexpérimentés ». Le fait que ces cas sont très rares serait alors un indice que

---

[1] P. PELSENEER, Comment mangent divers Gastéropodes aquatiques. (*Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, 1924, p. 41.)

les individus ayant ainsi mal réussi ne sont pas retombés dans leur erreur et ont tiré parti de l'expérience acquise; or, ceci est le critérium, généralement accepté, de l'existence d'intelligence. »

H. Piéron (1), lui aussi, conclut de son importante étude sur les Gastéropodes perceurs à « la réalité de facteurs de discrimination dans le comportement général » du prédateur. Chez les *Donax* examinés par lui, les trous sont, en effet, le plus souvent forés dans le tiers moyen de la coquille et beaucoup moins dans la région postérieure qui contient les siphons, que dans la région antérieure. Ils y occupent un endroit privilégié à une distance un peu supérieure au quart de la distance séparant le crochet du bord de la valve; tandis que chez *Mactra* les trous sont presque toujours situés aux environs du crochet.

Les observations de C. R. Boettger (2) semblent bien démontrer que le rapport des tailles du prédateur et de la proie peut avoir une influence purement mécanique sur la localisation de la perforation en avant ou en arrière du crochet. Mais, en montrant que le diamètre moyen des orifices s'accroît avec la grandeur des valves perforées, H. Piéron prouve que les Natiques révèlent, en grandissant, « une tendance à s'adresser à des victimes appropriées à leur propre taille » (pp. 14, 16, 19). Chez les *Mactra*, notamment, plus la coquille est grande, plus il y a de chances pour que les trous soient relativement grands et percés près du sommet; plus la coquille est petite, au contraire, plus il y a de chances que les perforations soient de grandeur moyenne et dispersées à sa surface.

***

L'étude des trous inachevés suggère également à H. Piéron des remarques intéressantes concernant la possibilité d'un apprentissage de la part des Natiques :

« La proportion des perforations incomplètes paraît en corrélation étroite avec l'épaisseur des coquilles. Elle est plus grande chez les Mactres que chez les *Donax*, et, parmi les Mactres et les *Donax*, nettement plus grande pour les coquilles de plus grande taille » (pp. 6-7). Ces perforations incomplètes ne devraient donc pas être considérées comme des entreprises maladroites de sujets inexpérimentés. Mais les grandes coquilles, surtout celles des *Donax*, qui sont très dures, sont très rarement percées. On pourrait donc supposer que les Natiques arrivent à établir une relation entre la grandeur du Lamellibranche et l'épaisseur de sa coquille, la difficulté ou la durée du travail que leur imposent des proies de grande taille.

---

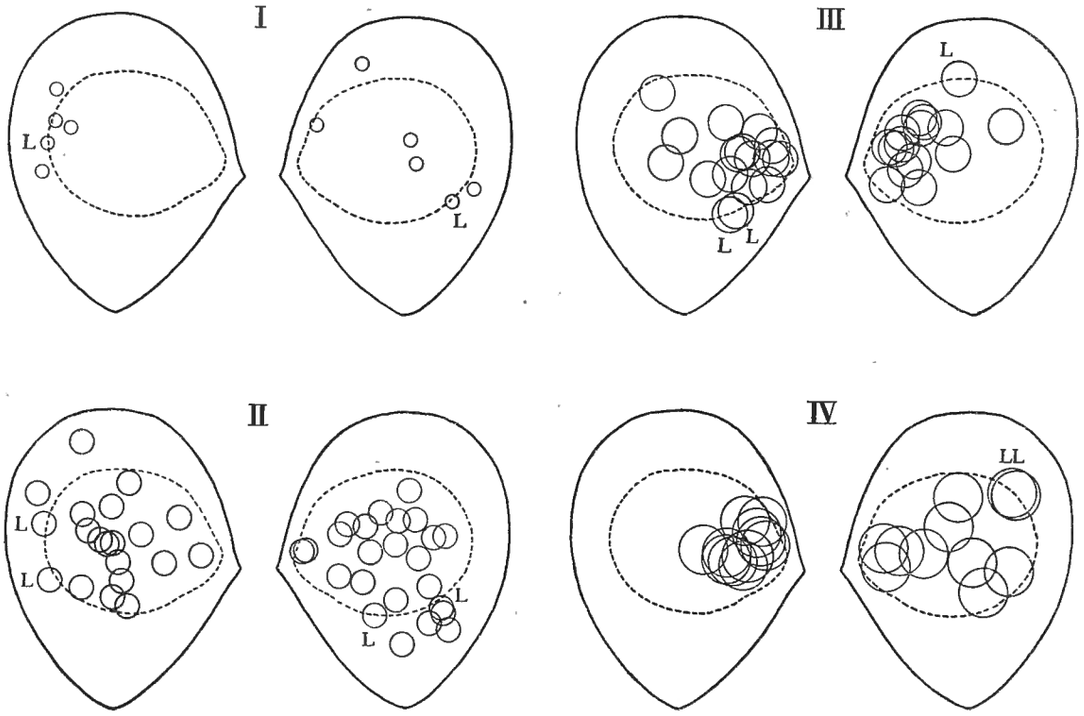
(1) H. Piéron, Notes éthologiques sur les Gastéropodes perceurs et leur comportement. (*Arch. de Zool. Expér.*, 1933, p. 19.)

(2) C. R. Boettger, Die Lage der Bohrstelle beim Angriff der Raubschnecken aus der Familie Naticida. (*Zeitschr. f. Wissenschaftliche Zool.*, 1930, pp. 453-463.)

Dans une grande valve particulièrement épaisse, H. Piéron a trouvé trois trous incomplets (deux de $2^{mm}25$ de diamètre et un de $1^{mm}75$) et un trou inachevé (de $2^{mm}25$ de diamètre), « comme si une *Natica* avait essayé et renoncé, et qu'une autre *Natica* ait réussi après deux tentatives avortées à aboutir enfin » (p. 7).

*
* *

Les Natiques apprendraient donc à choisir des proies d'une taille proportionnée à la leur et à éviter les trop grosses d'entre elles, qui les astreignent inu-



Valves gauches et valves droites de *Tellina balthica* percées par des *Natica* d'âges différents.
I. Orifices de 0,5 mm. et moins de diamètre. — II. Orifices de plus de 0,5 mm. à 1 mm. de diamètre. — III. Orifices de plus de 1 mm. à 1,5 mm. de diamètre. — IV. Orifices de plus de 1,5 mm. de diamètre.

tilement à un travail excessif. Mais apprendraient-elles aussi à localiser les perforations au niveau de la glande génitale?

J'ai pensé qu'il était possible d'obtenir des indications à cet égard, en recherchant s'il existe *une corrélation entre le diamètre de l'orifice,* qui nous renseigne sur l'âge du prédateur *et la localisation de cet orifice à la surface de la coquille,* quelle que soit la grandeur de celle-ci.

J'ai donc recueilli sur la côte belge des valves de *Tellina balthica,* de *Donax vittatus* et de *Mactra subtruncata* perforées par des *Natica Alderi.* Je les ai clas-

sées, dans chaque espèce, en plusieurs catégories, sans me soucier de leur taille, d'après la grandeur de leur orifice : I, valves percées d'un trou de $0^{mm}5$ de diamètre et moins; II, trou de plus de $0^{mm}5$ à 1 mm. de diamètre; III, de plus de 1 mm. à $1^{mm}5$; IV, de plus de $1^{mm}5$ à 2 mm.; V, de plus de 2 mm. à $2^{mm}5$, etc., en ajoutant toujours $0^{mm}5$.

Mais je me suis bientôt rendu compte que les orifices d'un diamètre supérieur à $1^{mm}5$ étaient presque toujours parfaitement localisés et que, d'ailleurs, les valves devenaient si rares à partir de la V^e catégorie, qu'il n'était plus possible de tenir compte des chiffres fournis par elles.

Je n'ai donc retenu que quatre catégories, mettant dans la dernière toutes les valves percées d'un trou d'un diamètre supérieur à $1^{mm}5$, et j'ai séparé, dans chaque catégorie, les valves gauches et les valves droites.

Au moyen d'une lanterne à projection, j'ai pu projeter et dessiner sur une feuille de papier blanc les contours d'une valve gauche et d'une valve droite de même grandeur provenant de deux *Tellina* de taille moyenne et perforées toutes deux d'un orifice de $0^{mm}5$ de diamètre à peu près. J'ai tracé le contour de cet orifice, puis, théoriquement, les limites de la glande génitale, en m'inspirant des figures données par P. Pelseneer. A ce premier tracé, j'ai superposé les ombres projetées par toutes les autres valves gauches et droites de la première catégorie, que je possédais, en les agrandissant ou en les rapetissant quand elles étaient plus petites ou plus grandes que les deux premières valves utilisées. Leurs orifices étaient, de ce fait, augmentés ou amoindris. Je les ai, en les dessinant, ramenés au diamètre des orifices obtenus pour les deux premières valves.

J'ai procédé de la même manière pour les valves gauches et droites des Tellines des trois autres catégories, puis pour les valves gauches et droites de chacune des quatre catégories de *Mactra* et de *Donax*.

*
* *

Les résultats de mes observations se trouvent condensés dans trois tableaux. Il suffit de les parcourir des yeux pour constater que les Natiques semblent bien apprendre aussi, très rapidement, et localiser convenablement leurs perforations.

Chaque tableau est divisé en quatre sections correspondant chacune à un diamètre différent de l'orifice percé dans les valves du Lamellibranche et, par conséquent, à un âge différent du prédateur.

Dans chaque section, j'indique le nombre de valves gauches, de valves droites, le total du nombre de valves présentant une perforation *sur* la glande génitale, *à la limite* de la glande et *en dehors* d'elle.

Dans les figures que je donne, à titre d'exemple pour la *Tellina*, les trous désignés par la lettre L ne sont considérés comme étant à la limite de l'organe génital que s'ils dépassent celui-ci, vers l'extérieur, d'une distance au moins égale à la moitié de leur diamètre, sans être supérieure à ce diamètre. Il faut, en effet, que l'orifice dépasse assez bien la glande génitale pour que la Natique commence à éprouver des difficultés à exploiter le morceau qu'elle paraît préférer.

TELLINA BALTHICA

I. — Diamètre des orifices de 0,5 mm. et moins.

SITUATION DES ORIFICES	VALVES GAUCHES	VALVES DROITES	TOTAL DES VALVES	POUR CENT
Sur la glande génitale	2	3	5	45,46
A la limite.	1	1	2	18,18
En dehors	2	2	4	36,36
TOTAL	5	6	11	100

II. — Diamètre des orifices de plus de 0,5 mm. à 1 mm.

Sur la glande génitale	16	19	35	77,78
A la limite.	2	2	4	8,89
En dehors	2	4	6	13,33
TOTAL	20	25	45	100

III. — Diamètre des orifices de plus de 1 mm. à 1,5 mm.

Sur la glande génitale	15	14	29	90,93
A la limite.	2	1	3	9,07
En dehors	0	0	0	0
TOTAL	17	15	32	100

IV. — Diamètre des orifices de plus de 1,5 mm.

Sur la glande génitale	11	9	20	90,90
A la limite	0	2	2	9,10
En dehors	0	0	0	0
TOTAL	11	11	22	100

MACTRA SUBTRUNCATA

I. — Diamètre des orifices de 0,5 mm. et moins.

SITUATION DES ORIFICES	VALVES GAUCHES	VALVES DROITES	TOTAL DES VALVES	POUR CENT
Sur la glande génitale	3	9	12	57,15
A la limite.	1	2	3	14,28
En dehors	2	4	6	28,57
TOTAL	6	15	21	100

II. — Diamètre des orifices de plus de 0,5 mm. à 1 mm.

Sur la glande génitale	14	17	31	46,23
A la limite.	6	6	12	17,93
En dehors	14	10	24	35,84
TOTAL	34	33	67	100

III. — Diamètre des orifices de plus de 1 mm. à 1,5 mm.

Sur la glande génitale	20	11	31	93,94
A la limite.	1	0	1	3,03
En dehors	1	0	1	3,03
TOTAL	22	11	33	100

IV. — Diamètre des orifices de plus de 1,5 mm.

Sur la glande génitale	18	12	30	97,75
A la limite.	0	0	0	0
En dehors	0	2	2	6,25
TOTAL	18	14	32	100

DONAX VITTATUS

I. — Diamètre des orifices de 0,5 mm. et moins.

SITUATION DES ORIFICES	VALVES GAUCHES	VALVES DROITES	TOTAL DES VALVES	POUR CENT
Sur la glande génitale	8	3	11	61,12
A la limite.	2	2	4	22,22
En dehors	0	3	3	16,66
TOTAL	10	8	18	100

II. — Diamètre des orifices de plus de 0,5 mm. à 1 mm.

Sur la glande génitale	14	22	36	60
A la limite.	4	10	14	23,34
En dehors	4	6	10	16,66
TOTAL	22	38	60	100

III. — Diamètre des orifices de plus de 1 mm. à 1,5 mm.

Sur la glande génitale	19	26	45	71,42
A la limite.	3	4	7	11,12
En dehors	6	5	11	17,46
TOTAL	28	35	63	100

IV. — Diamètre des orifices de plus de 1,5 mm.

Sur la glande génitale	9	10	19	70,37
A la limite.	2	4	6	22,22
En dehors	2	0	2	7,41
TOTAL	13	14	27	100

La réalité d'un apprentissage paraît indiscutable quand on examine les coquilles perforées de *Tellina* et de *Mactra*. Cet apprentissage semble bien se faire très rapidement chez la plupart des jeunes Natiques.

Les sujets qui font des trous de $0^{mm}5$ et moins commettent encore **36,36** (*Hors*) et 18,18 (*Limite*), soit **54,54** pour cent d'erreurs. Ceux dont les trous ont un diamètre de plus de $0^{mm}5$ à 1 mm. n'en font déjà plus que **13,33** (*Hors*) et 8,89 (*Limite*), soit **22,22** pour cent. Enfin, les Natiques plus âgées, dont les orifices ont un diamètre qui dépasse 1 mm., se comportent, dans l'ensemble, à peu près de la même manière : elles ne forent plus en dehors du contour de la glande et ne percent à la limite que dans 9,08 pour cent des cas environ.

Il en est à peu près de même quand il s'agit des *Mactra*. Les plus jeunes Natiques percent en dehors et à la limite respectivement **28,57** et **14,28** fois sur **100** et font donc en tout **42,85** pour cent de fautes.

Un peu plus âgées, elles peuvent même en faire encore **35,84** et **17,93**, soit **53,77** sur **100**.

Mais, dès qu'elles atteignent l'âge qui leur permet de percer des trous de 1 mm., elles ne se conduisent mal que dans **6,26** pour cent des cas seulement.

L'apprentissage paraît être plus immédiat, mais donne finalement de moins bons résultats chez le *Donax*. En effet, le pourcentage des erreurs commises par les Natiques qui percent les plus petits trous est moins élevé : 38,38 au lieu de **54,54** pour les Tellines et de **42,85** pour les Mactres. Et les progrès sont peu sensibles chez les Natiques les plus âgées, puisqu'elles font encore en moyenne **29,10** pour cent d'erreurs, tandis qu'elles n'en font plus que 9,08 et **6,26** pour cent respectivement quand elles s'attaquent à des Tellines et à des Mactres.

*
* *

Je conclurai avec H. PIÉRON : « Sans nous apprendre rien de bien nouveau sur la complexité des tendances instinctives, ces données montrent la réalité des facteurs de discrimination dans le comportement général du perceur » (p. 19). Et je me permettrai d'ajouter : chaque fois que nous étudions la genèse d'un comportement général chez un animal quelconque, nous apercevons des facteurs de discrimination, mais nous ne parvenons à rien apprendre de nouveau sur les tendances instinctives.

UN PSOQUE QUI PERD UNE PARTIE DE SES PIECES BUCCALES EN DEVENANT ADULTE

PAR

Antoine BALL (Bruxelles).

En 1912 (1) le Dr G. ENDERLEIN décrivit, d'après une femelle unique capturée à Paris, il y a plus d'un siècle, une espèce de Copéognathes qu'il dénomma *Scoliopsyllopsis latreillei* (Type au Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, coll. DE SELYS-LONGCHAMPS, ex coll. LATREILLE).

L'insecte n'ayant plus été retrouvé depuis cette époque reculée, et sa position systématique paraissant étrange, l'auteur avait mis en doute l'exactitude de la localité de capture.

S. latreillei ENDERL. passait donc pour une espèce exotique, peut-être accidentellement importée en Europe, mais dont la véritable patrie demeurait inconnue, lorsqu'en 1931, M. A. BADONNEL publia une excellente description des parties buccales d'une deuxième femelle prise à Callian (Var) par M. BERLAND.

L'espèce était donc bien à considérer comme autochtone en France, mais rien n'était encore connu de sa biologie, ni de son éthologie.

Parmi les caractères les plus frappants relevés par M. BADONNEL, notons l'absence de la « lacinia » ou lobe interne de la maxille, et la forme anormale des mandibules. Ces dernières sont proéminentes à région incisive courbée en faucille, du type carnassier (fig. 1).

Chez aucun autre Psocoptère de semblables caractéristiques n'ont été constatées, si bien que la création d'une famille spéciale des *Scoliopsyllopsidae* paraissait plausible.

Or, le 16 juillet 1933, M. R. LERUTH, en explorant les cavernes belges, a capturé à l'entrée de la grotte de Hohière, à Heyd-lez-Bomal, une troisième femelle qu'il me remit récemment pour la détermination.

---

(1) Pour les références bibliographiques, voir la liste de synonymie, pp. 398-399.

Des recherches ultérieures, au cours desquelles M. LERUTH a eu l'amabilité de me guider aux cavernes qu'il avait visitées, nous ont fait retrouver l'espèce à l'état de larves, de nymphes et d'adultes, mâles et femelles.

L'étude de ce matériel m'a permis de faire la curieuse constatation que l'imago présente bien, dans les deux sexes, les anomalies décrites par M. BADONNEL, mais que, par contre, les larves et les nymphes sont pourvues de lacinias fort bien développées et de mandibules robustes, sclérifiées, se rapprochant absolument du type normal chez les Psocoptères (fig. 2 et 3)!

Des nymphes vivantes furent gardées en captivité sous une dalle humide, et plusieurs d'entre elles arrivèrent une quinzaine de jours plus tard (30.VII.1935) à l'éclosion. Les lobes internes des maxilles se retrouvent dans les exuvies, alors que les adultes ne possèdent plus ces organes.

D'autre part, notre insecte étant à présent reconnu comme cavernicole, il me vint à l'idée que la forme larvaire pourrait bien être identique à l'insecte décrit en 1909 par le Dr ENDERLEIN du Midi de la France sous le nom de *Prionoglaris stygia*.

L'auteur, après la diagnose du genre, émet des doutes quant à la maturité des individus décrits :

> Die Stellung dieser eigenartigen und extremen Gattung dimerer Copeognathen ist völlig unsicher. Ebenso ist es zweifelhaft, ob die vorliegenden Stücke reif sind oder das Nymphenstadium repraesentieren, obgleich die Fühler und vor allem die ausgeprägte Chitinstructur der Körperhaut durchaus für das Imaginalstadium sprechen. (*Arch. Zool. Exp. et Gen.*, 5e série, t. I, n° 7, p. 534.)

Dans la classification générale des Copéognathes qu'il donne dans Palaeontographica, 1911, le Dr ENDERLEIN omet intentionnellement son genre, la position systématique en étant trop incertaine.

M. H. H. KARNY (Treubia XII, 1930) place le genre *Prionoglaris* ENDERL. dans une sous-famille dimère spéciale, les *Prionoglarinae*, des *Trogiidae*.

Voulant m'en référer au type, je m'adressai au Dr KÄSTNER (1) du Musée d'Histoire naturelle de Stettin qui m'a aimablement communiqué un exemplaire typique de *Pr. stygia*, monté en préparation microscopique par le Dr ENDERLEIN.

L'examen de ce spécimen m'a convaincu du fait que *Prionoglaris stygia* ENDERL. 1909 est bien la forme larvaire d'une espèce dont l'adulte correspond à *Scoliopsyllopsis latreillei* ENDERL. 1912. C'est donc le premier nom qu'il convient d'adopter pour désigner ce Psoque.

---

(1) Je prie de Dr KÄSTNER de trouver ici l'expression de mes vifs remerciements pour le service qu'il a bien voulu me rendre.

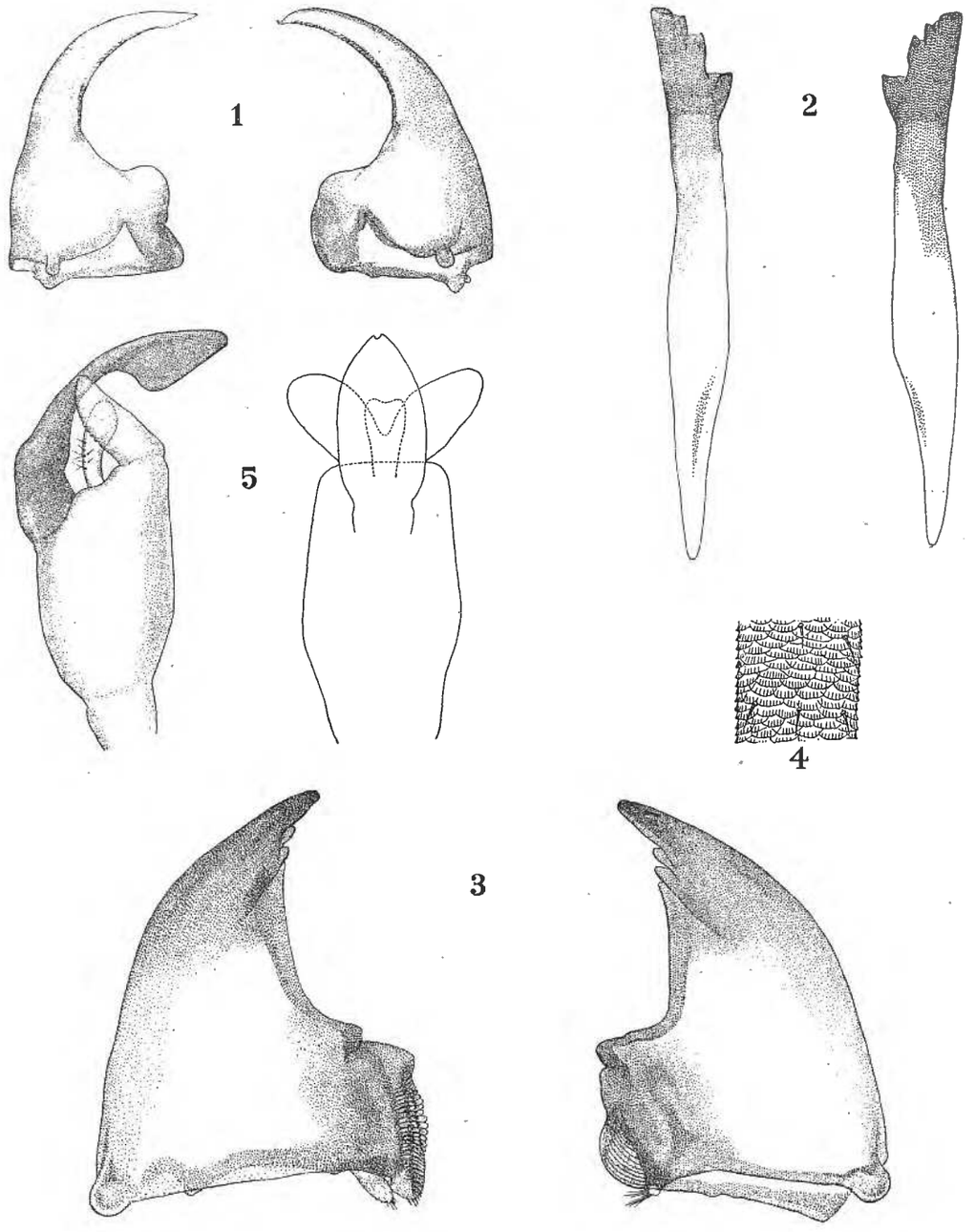


FIG. 1. — *Prionoglaris stygia* ENDERL. — Mandibules du mâle adulte, vues de dessous. ×100.
FIG. 2. — *Id.* — Lobes internes des maxilles de la nymphe, vus de dessous. ×100.
FIG. 3. — *Id.* — Mandibules de la nymphe, vues de dessous. ×100.
FIG. 4. — *Id.* — Fraction d'un tibia postérieur du mâle. ×200.
FIG. 5. — *Id.* — Édéage du mâle. ×100.

Le tableau comparatif suivant fera ressortir quelques différences morphologiques importantes entre le stade nymphal et le stade adulte de *Prionoglaris stygia* :

NYMPHE.	IMAGO, ♂, ♀.
Lacinia bien développée, à extrémité sclérifiée, quadridentée.	Lacinia absente; un moignon peu distinct, membraneux, rappelle son existence chez la nymphe.
Mandibules de forme et de consistance normales, à région incisive quadridentée à l'extrémité, et à région molaire rayée.	Mandibules de forme anormale, à région incisive courbée, longue et effilée, le bord interne finement denticulé, région molaire simplement bordée d'un bourrelet sclérifié.
Ongles des tarses offrant une forte dent préapicale.	Ongles des tarses non dentés, offrant tout au plus un léger épaississement préapical.
Surface des pattes non réticulée, densément recouverte de microtriches.	Pattes paraissant entièrement recouvertes de petites plaques en forme d'écailles imbriquées, portant chacune environ 4 à 6 traits longitudinaux. Pas de microtriches (fig. 4).
Palpes maxillaires à articles peu allongés.	Palpes maxillaires à articles de forme plus allongée.

Dans l'état actuel de nos connaissances il ne me paraît plus nécessaire de maintenir une coupe taxonomique d'ordre supérieur pour notre espèce, dont la position systématique et la synonymie peuvent s'établir comme suit :

FAM. **PSYLLIPSOCIDAE** ENDERLIN 1911.

Prionoglarinae KARNY, *Treubia*, XII, pp. 437, 443, 448, 1930.

Scoliopsyllopsidae BADONNEL, *Bulletin de la Société zoologique de France*, t. LVI, n° 3, p. 256, 1931.

GEN. **PRIONOGLARIS** ENDERL. 1909.

Prionoglaris ENDERLEIN, *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 5e série, t. I, n° 7 (*Biospeologica*, XI), pp. 533-534, 1909. — ENDERLEIN, *Palaeontographica*, LVIII, p. 287, 1911.

Scoliopsyllopsis ENDERLEIN, *Palaeontographica*, LVIII, p. 339, 1911 (nomen nudum). — ENDERLEIN, *Zoologischer Anzeiger*, XXXIX, nr 8/9, p. 304, 26. März, 1912. — ENDERLEIN, *Collections zoologiques du baron Edm. de Selys-Longchamps. Catalogue systématique et descriptif*, fasc. III (2e partie), p. 48, 1919. — KARNY, *Treubia*, XII, p. 447, 1930.

Prionoglaris KARNY, *Treubia*, XII, p. 448, 1930.

Scoliopsyllopsis BADONNEL, *Bulletin de la Société zoologique de France*, t. LVI, n° 3, pp. 250-257, 1931.

PRIONOGLARIS STYGIA ENDERL. 1909.

Prionoglaris stygia ENDERLEIN, *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 5e série, t. I, n° 7 (*Biospeologica*, XI), pp. 534-535, Pl. XVIII, Figs. 1-8, 1909.

Scoliopsyllopsis latreilli ENDERLEIN, *Zoologischer Anzeiger*, XXXIX, nr 8/9, p. 304, 26. März, 1912. — ENDERLEIN, *Collections zoologiques du baron Edm. de Selys-Longchamps. Catalogue systématique et descriptif*, fasc. III (2e partie), pp. 48-49, Taf. IV, Fig. 21; Taf. V, Fig. 30, 1er mars 1919.

Prionoglaris stygia JEANNEL, *Encyclopédie Entomologique*, série A, VII, *Faune cavernicole de la France*, p. 207, 1926.

Scoliopsyllopsis latreilli ENDERLEIN in BROHMER *et al.*, *Tierwelt Mitteleuropas*, IV, Lief. 2, VII, p. 13, Fig. 28, 1927. — BADONNEL, *Bulletin de la Société zoologique de France*, t. LVI, n° 3, pp. 250-257, Figs. 1-5, 1931. — A. BALL, *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique*, LXXV, fasc. V-VI, p. 171, 14 juin 1935.

Nous figurons (fig. 5) l'édéage du mâle, ce sexe étant resté inconnu jusqu'à présent.

La transformation énigmatique des pièces buccales chez l'adulte correspond-elle à un changement du régime alimentaire?

Les mandibules proéminentes et effilées rendraient-elles les mêmes services que les lacinias chez les autres Psoques?

Pour permettre de répondre à ces questions, les données nous font encore défaut. Mais, plusieurs stations de *Prionoglaris stygia* étant dorénavant connues en Belgique et en France, il sera peut-être possible de faire bientôt des observations intéressantes relatives à la biologie de ce curieux Psocoptère.

Musée royal d'Histoire naturelle. Bruxelles.

A PROPOS DE LA TORSION DE LA QUEUE CHEZ LES UROCHORDES

PAR

Marc de SELYS LONGCHAMPS (Bruxelles).

On sait que, chez les Appendiculaires, la qucue est déviée vers la gauche, autour de son axe, de telle sorte que, au lieu de se trouver dans le plan sagittal du tronc, elle est au contraire dans le plan frontal. Cette queue, lancéolée, très plate, présente deux faces symétriques, droite et gauche, et deux bords, dorsal et ventral. Le bord dorsal, caractérisé par le cordon nerveux, se trouve dévié du côté gauche, tandis que la face droite est tournée vers le haut. Dans une certaine mesure, ces conditions rappellent celles qui sont réalisées chez les Poissons pleuronectes, tels que la Sole, où c'est l'une des faces latérales, dépigmentée, qui joue le rôle de face ventrale, l'œil du côté devenu ventral étant remonté du côté dorsal de la tête, qui est ainsi, jusqu'à un certain point, tordue par rapport au corps. Toutefois, les alevins des Pleuronectes sont symétriques, et la torsion subie par la tête résulte de ce que le jeune poisson, abandonnant la vie pélagique, se pose sur le fond par l'un de ses côtés, celui qui est appelé à prendre le rôle de face ventrale. La torsion des Pleuronectes a donc une cause actuelle flagrante.

Chez les Appendiculaires, par contre, qui ont une vie pélagique hautement spécialisée, la torsion de la queue s'explique beaucoup plus difficilement. L'animal habite une capsule mucilagineuse, à l'intérieur de laquelle les mouvements ondulatoires de la queue font passer un courant d'eau, qui assure à la fois la respiration et l'alimentation. A supposer que l'animal dans sa capsule et la capsule elle-même conservent habituellement leur équilibre, on se représente malaisément qu'il puisse résulter un avantage quelconque de ce que la queue batte dans un plan plutôt que dans un autre, les mouvements ondulatoires de cet appendice devant, de toutes façons, assurer le passage d'un courant d'eau à travers la capsule. Il s'en faut donc de beaucoup que l'on puisse voir dans la torsion des Appendiculaires le résultat d'une adaptation aussi manifeste que celle qui se produit chez les Pleuronectes.

Les Tuniciers caducichordes ont en principe des larves urodèles que l'on désigne couramment sous le nom de têtards, nom à propos duquel il faut remarquer que la « tête » comprend en réalité tout le corps, la queue étant exclusivement locomotrice.

La larve urodèle fait défaut chez les Thaliacés, avec cette réserve toutefois que les *Doliolum* présentent deux types de larves, un urodèle et l'autre anoure, le premier étant assurément, à ce point de vue, primitif par rapport à l'autre. Tous les Ascidiacés, d'autre part, possèdent des larves urodèles, à la seule exception, peut-être, parmi les Molgulides, de quelques *Anurella* à développement condensé. Ces têtards d'Ascidies, tout en présentant de grandes ressemblances entre eux, manifestent pourtant de grandes différences dans leurs dimensions, fonction directe du volume de l'œuf, et, dans leur structure, surtout dans le degré de développement de la partie antérieure, généralement beaucoup plus avancé dans les grosses larves que dans les petites. Toutefois, ce n'est pas là ce qui doit retenir aujourd'hui notre attention, mais bien le fait que, chez certaines espèces d'Ascidies tout au moins, les larves ont la queue tordue, et cela dans le même sens que chez les Appendiculaires. SEELIGER, dans LE BRONN, a déjà établi ce rapprochement, mais sans s'y attarder autrement. Faute d'information suffisante, il admet que cette torsion est la règle chez les larves urodèles des Ascidies, mais il établit cette différence avec les Appendiculaires que, chez ceux-ci, la queue est déviée tout d'une pièce, à partir de la base, tandis que chez les Ascidies, l'extrémité antérieure de la queue aurait conservé des rapports normaux, la torsion se faisant sur le trajet de la queue elle-même, qui décrit donc une spirale d'un quart de tour. Ainsi que SEELIGER le fait observer, la torsion de la queue n'est pas primitive, et ne se produit qu'au fur et à mesure de l'allongement de cet appendice, à l'intérieur des membranes de l'œuf, allongement qui s'accompagne nécessairement d'un enroulement autour du corps larvaire. Or, cet enroulement se fait d'une façon asymétrique, de telle sorte que la queue se place en sautoir autour du corps, et SEELIGER croit trouver là l'explication de la torsion définitive de la queue. Cette torsion serait donc congénitale, la torsion infligée à la queue dans l'œuf s'étant en quelque sorte ankylosée. Cette hypothèse me paraît fort sujette à caution, étant donné que les exemples sont innombrables, à travers toute la série animale, d'embryons qui se développent dans une position contorsionnée, que ce soit à l'intérieur de l'œuf ou dans le corps maternel, sans qu'il en résulte, après la naissance, aucune rupture de la symétrie. Les têtards des Amphibiens eux-mêmes, tout comme les têtards des Ascidies, se développent avec la queue déviée et contournée, ce qui ne l'empêche pas, très vite après l'éclosion du têtard, de reprendre sa position naturelle. Donc, si la torsion de la queue des larves d'Ascidies, quand elle existe, était le résultat en quelque sorte traumatique du développement dans une membrane ovulaire trop étroite, nous nous trouverions là en présence d'un cas dont le moins qu'on puisse dire est qu'il serait bien exceptionnel dans le domaine de l'ontogenèse.

Mais, pour autant que je sache, la torsion de la queue, si elle est fréquente chez les larves des Ascidies, n'est pourtant, à beaucoup près, pas générale, bien que je ne sois pas beaucoup mieux documenté, à cet égard, que SEELIGER ne paraît l'avoir été. Il semble bien que ceux qui ont eu l'occasion d'étudier les têtards d'Ascidies ont tout naturellement porté leur attention sur le corps de ces organismes, qui est assurément le siége des phénomènes les plus intéressants; la queue de ces têtards a été plus négligée, et l'on a, le plus souvent, tout à fait oublié de préciser les rapports exacts du corps et de la queue, de sorte qu'il serait à souhaiter que nous ayons à ce sujet un supplément d'information.

A ce que je crois, la torsion de la queue ne se produit pas chez les larves de petite taille, telles qu'en présentent en général les Ascidies simples, par exemple *Ascidia mamillata*, devenue classique par les observations de Kowalevsky. Il n'y a, je crois, pas davantage de torsion chez les larves d'Ascidiella, Ciona, Corella, pas plus que chez les Cynthiadés, Styélidés et Molgulidés.

Les grosses larves se rencontrent surtout chez les formes bourgeonnantes, qui produisent des larves d'autant plus volumineuses qu'elles sont moins nombreuses; ces larves atteignent un degré de développement beaucoup plus avancé que ce n'était le cas pour les petites larves des Ascidies simples. Leur séjour à l'intérieur des membranes ovulaires est beaucoup plus prolongé et leur queue subit donc beaucoup plus longtemps l'effort de torsion qui, dans l'hypothèse de SEELIGER, serait la cause de la torsion persistant après l'éclosion de la larve.

Tout en répétant que nous sommes mal informés sur les rapports de la queue de la plupart des têtards d'Ascidies, car ce sont toujours les mêmes espèces, en très petit nombre, qui sont étudiées, je crois pouvoir affirmer que le fait est que les Appendiculaires, d'une part, certaines larves d'Ascidies d'autre part, ont la queue déviée d'un quart de tour, de telle sorte que le bord dorsal, neural, de la queue occupe le côté gauche, et que la queue se trouve dans un plan horizontal, en supposant que le corps conserve son équilibre par rapport à la verticale. La vérité est que nous ne savons pas, en fait, comment ces têtards nagent, si c'est avec la queue horizontale, les ondulations se faisant dans un plan parallèle à la surface de l'eau, ou bien verticale, comme c'est le cas pour tous les Poissons autres que les Pleuronectes déjà évoqués. Les mouvements frétillants de ces petits têtards sont si rapides, qu'il est bien difficile de les analyser, mais l'impression — peut-être fausse — que cela m'a toujours donné est que les larves des Ascidies, qu'elles aient ou non la queue tordue, nagent à la manière des têtards de Grenouille, donc avec la queue allongée horizontalement dans un plan vertical — il n'y a là qu'une apparence d'antinomie. Toujours est-il que, pas plus que chez les Appendiculaires, on ne peut imaginer que la torsion de la queue des larves d'Ascidies résulte des rapports actuels de l'organisme avec son milieu et qu'elle ait une valeur adaptative comparable à ce qui est réalisé chez les Pleuronectes.

Or, s'il ne paraît pas que la torsion qui nous occupe puisse avoir un carac-

tère adaptatif, si, d'autre part, nous hésitons à y voir le résultat d'une compression embryonnaire, quelle autre hypothèse pouvons-nous encore formuler, si ce n'est que cette torsion, inexplicable par des causes actuelles, doit avoir son origine dans la phylogenèse, et être la répétition d'une disposition réalisée par un ancêtre éloigné, chez lequel cette torsion aurait eu sa raison d'être ?

Que les Appendiculaires soient ou non des larves d'Ascidies devenues sexuées, il n'en est pas moins vrai que, si spécialisés qu'ils soient, ils sont plus primitifs que les Caducichordes, précisément en ce qu'ils conservent la queue locomotrice et qu'ils sont restés mobiles. Il ne paraît pas douteux que les ancêtres de tous les Tuniciers aient été des formes pélagiques nageantes, sans doute très voisines de celles qui ont par ailleurs engendré l'étonnant Amphioxus, dont l'évolution larvaire est manifestement entachée de palingénèse; tout le groupe des Céphalochordés présentant, au moins transitoirement, des altérations de la symétrie, qui persistent même à l'état adulte chez tous les genres autres que *Branchiostoma* (= *Amphioxus*) et notamment chez *Asymmetron*. Le fait que la larve, après avoir perdu sa symétrie primitive retrouve une nouvelle symétrie au moins partielle, permet de supposer que l'ancêtre, pélagique et symétrique, étant tombé au fond de l'eau, a subi une torsion comparable à celle des Pleuronectes, après quoi l'adoption de la vie fouisseuse aurait provoqué la reconstitution d'une symétrie secondaire, le souvenir de cette torsion étant resté enregistré dans le patrimoine héréditaire.

L'ancêtre des Tuniciers, sans doute prochement apparenté à celui auquel nous devons l'Amphioxus, peut difficilement se concevoir autrement que sous l'aspect d'une forme pélagique urodèle, adoptant la vie sessile, ce qui entraîne les remaniements de structure les plus considérables, tant par la disparition de l'appareil locomoteur que par le développement prépondérant du pharynx, organe voué à la préhension des aliments, bien plus sans doute qu'à la respiration.

En conclusion, nous dirons que si la torsion de la queue, tant chez les Appendiculaires que chez les têtards d'Ascidies, ne s'explique que par des raisons ataviques, ce sont, parmi les larves d'Ascidies, celles qui ont la queue tordue qui, sous ce rapport du moins, seraient les plus primitives, tandis que l'absence de torsion, la queue dans le plan sagittal du corps, serait secondaire. Nous aurions donc ici encore un exemple de ce que la disposition qui paraît la plus simple peut en réalité être le résultat d'une simplification et non pas un caractère primitif.

Souhaitons que les rapports exacts de la queue des têtards d'Ascidies attirent désormais l'attention : que l'on nous dise quelles sont les espèces dont les larves ont la queue déviée; si cette déviation est bien toujours dans le même sens; et si, parmi les espèces à queue non tordue, on trouve des indices de ce que cet état serait le résultat d'une symétrie secondaire.

*
* *

Ayant pris tardivement connaissance de ce que LOHMANN dit [dans le *Handbuch der Zoologie* de KÜHENTHAL (*Tunicata*, p. 9)] au sujet de la question qui nous occupe, je ne puis passer sous silence l'opinion du spécialiste le plus qualifié en matière d'Appendiculaires. Après avoir établi une forme ancestrale, nécessairement hypothétique, du groupe des Tuniciers, LOHMANN se pose le problème de la façon dont les différentes catégories, aujourd'hui vivantes, de Tuniciers seraient dérivées de cette « Urform ». Il estime que le mode de vie si particulier (et assurément secondaire) des Appendiculaires, à l'intérieur de leur étonnante capsule, a nécessité la courbure vers l'avant de la queue ainsi que sa torsion; c'est-à-dire que la disposition insolite de la queue aurait sa raison d'être et son origine chez les Pérennichordes eux-mêmes, et que la torsion de la queue ne serait pas le souvenir d'une torsion survenue chez un ancêtre éloigné. L'hydro-mécanique m'est trop étrangère pour que je puisse apprécier jusqu'à quel point l'interprétation de LOHMANN est justifiée, encore qu'elle paraisse fort plausible. Toujours est-il que si l'on admet le bien-fondé de cette explication, le fait que la même torsion caudale se retrouve chez certaines larves d'Ascidies pose l'alternative de savoir si cette torsion est atavique, — auquel cas les Appendiculaires retrouveraient une partie de leurs titres à se poser en ancêtres du groupe des Tuniciers — ou bien si elle a, chez les larves d'Ascidies, une cause indépendante de ce qui est réalisé chez les Appendiculaires, ce qui me paraît difficile à admettre.

L'ONTOGENESI (DAL PUNTO DI VISTA EMBRIOLOGICO E DAL PUNTO DI VISTA GENETICO)

PAR

Carlo JUCCI (Pavia).

Può dirsi che la recente assegnazione del Premio Nobel a Morgan abbia segnato il concludersi di un secondo ciclo della giovane scienza genetica, quello con il quale, per opera essenzialmente della scuola americana, è stata completata nel modo migliore la costruzione di una teoria che, se non spiega alla nostra mente il meccanismo della eredità, spiega però adeguatamente il meccanismo della distribuzione dei caratteri ereditari. Siamo così entrati in una nuova fase nella quale s'impone la ricerca diretta del meccanismo di estrinsecazione delle potenzialità ereditarie. Così il centro di accrescimento della scienza genetica accenna a trasferirsi nella zona di confine con la fisiologia dello sviluppo. Questo terreno ancora vergine, appena smosso quà e là dal piccone di qualche pioniere isolato, diventerà il più meravigliosamente fecondo dei campi biologici se sarà sistematicamente dissodato dagli sforzi combinati del fisiologo e del genetista.

Due problemi fondamentali s'impongono alla nostra attenzione : come può dall'azione di innumerevoli fattori ereditari relativamente indipendenti risultare lo sviluppo dell'organismo tanto meravigliosamente armonico da sembrare di natura unitaria? Come avviene nel corso dello sviluppo embrionale la differenziazione, senza una distribuzione qualitativamente differenziale del genere di quella postulata da Weissmann e che oggi non è certo più possibile ammettere?

Il primo di questi problemi è divenuto un pochino meno formidabile da quando si è assodato che, come un carattere dipende spesso evidentemente da più fattori, così uno stesso fattore può esercitare la sua influenza su svariati caratteri. Morgan anzi dichiara esplicitamente che, di fronte al primitivo concetto che per ogni carattere ci sia un gene specifico, è senza dubbio assai più vicino alla verità il concetto opposto che ogni carattere sia il prodotto di tutti i geni. A me veramente questo concetto sembra un po' esagerato. Io ammetterei

volentieri che il numero dei geni che partecipa alla determinazione di un dato carattere è tanto più ristretto quanto più il carattere è di natura particolare. Mentre un carattere come quello del sesso può risultare dall'equilibrio dei prodotti intracellulari di tutti i geni — secondo le note ricerche di Bridges che hanno portato alla teoria fondamentale della « genic balance » — per un carattere come il colore dell'occhio io credo sia interessato solo un numero relativamente ristretto di geni.

Trovo però necessario l'ammettere che ogni gene abbia, a parte l'effetto con il quale ci si manifesta nelle mutazioni, una funzione di più fondamentale importanza. Data una coppia di fattori allelomorfi si può supporre che il loro ufficio non si limiti a quella manifestazione caratteristica per la quale risultano in contrasto. Può ammettersi che essi abbiano un'azione morfogena comune, tranne a quel riguardo. E' perciò che sostituendo un allelomorfo all'altro si osserva solo quella particolare variazione : per il resto l'uno o l'altro sono identici, fanno lo stesso servizio. Se fosse possibile distruggere quel *locus*, produrre una limitata deficienza, allora forse potrebbe mettersi in evidenza la vera importanza del *locus*; o per lo meno qualche altro aspetto funzionale del *locus* stesso.

Come quando si modifica una proprietà chimica di un determinato composto organico con la sostituzione di un gruppo : varia quella proprietà in rapporto a questa sostituzione, mentre il complesso delle altre, legate alla particolare costruzione del castello molecolare, permangono. S'ingannerebbe assai chi confrontando un determinato composto e il suo metilderivato, poniamo, supponesse che tutte le proprietà del composto si riducono a quella del gruppo per il quale le due sostanze differiscono.

Naturalmente il paragone è estremamente grossolano, ma può riuscire efficace. Il confronto tra i mutanti può istruirci solo su alcuni determinati effetti dell'azione dei geni : quelli per i quali i mutanti differiscono. Quindi nelle esperienze d'incrocio non solo non vediamo che l'azione dei geni per i quali le due forme differiscono — e gli altri non possiamo neanche sospettarli — ma anche per questi geni noi vediamo solo quei particolari effetti per i quali essi sono differenziati e non possiamo nient'affatto apprezzare il complesso — che può essere magari assai complesso — delle proprietà dei geni in questione.

E' vero che può dirsi che non c'è ragione per la quale un gene mutando debba mutar sempre in un punto della sua costituzione, sicchè i vari mutanti di un dato *locus*, considerati comparativamente, potrebbero darci una idea più vasta, se pure incompleta, del raggio d'azione funzionale del gene, della sua costituzione magari (come saggiando i vari gruppi in chimica organica si riesce a determinare la formula di struttura dei composti).

Bisogna sperimentare assai ampiamente per verificare sino a che punto la serie dei mutanti di un determinato gene o *locus* possa interessare diverse manifestazioni fenotipiche.

In ogni modo può sempre supporsi — e non è nemmeno improbabile —

che siano essenzialmente alcuni punti o catene laterali o strutture secondarie del gene che possano facilmente e frequentemente mutare, mentre il corpo principale di struttura del gene rimarrebbe inalterato.

Anche per questo può essere interessante sperimentare sempre nuovi agenti induttori di mutazioni, sperando che se ne trovino capaci di scompaginare la struttura di un gene più profondamente (analogamente a quanto si verifica per quei composti organici per i quali p. es. il doppio legame in una data posizione può sciogliersi con un determinato processo chimico e in un altra posizione con un altro).

Se le mutazioni che generalmente abbiamo sott'occhio riguardano solo le strutture complementari dei geni, è possibile che i fattori letali ci rappresentino le mutazioni più profonde, quelle che arrivano ad interessare le vere strutture molecolari del gene.

Mi pare che questo concetto meriti di ispirare dei tentativi sperimentali. Naturalmente non è detto che sia il modo migliore di considerare la natura dei fattori letali.

Demerec, avendo sperimentato l'azione dei raggi X sulle mutazioni in Drosofila, ha ottenuto una quantità preponderante (60 %) di mutazioni letali ed afferma di aver dimostrato che la maggior parte di queste mutazioni sono dovute a deficienza di un *locus* genetico. Ne deduce che il gene può sopportare solo leggere variazioni o piccoli raggiustamenti del suo assetto molecolare, e che una più profonda alterazione distrugge la sua capacità riproduttiva e così automaticamente elimina il gene. Certo si è che l'assenza di un gene basta a turbare il sistema equilibrato del corredo genetico; si sa p. es. che la deficienza del *locus bar* è la sola tra trenta deficienze conosciute in *Drosophila* che non sia letale all'organismo, quand' è in condizione omozigote.

Io credo che bisognerebbe studiare a fondo le mutazioni letali per vedere se almeno una categoria di esse non consistano in una alterazione grave del gene, anzichè in una deficienza dello stesso.

In ogni modo non mi pare ben giustificata la conclusione di Demerec : che probabilmente in ogni cellula sia in funzione attiva la maggior parte dei geni.

Eccoci dunque al secondo problema.

Di fronte alla enorme difficoltà di spiegare come avvenga, nel corso dello sviluppo embrionale, la differenziazione cellulare, senza che abbia luogo una distribuzione differenziale della sostanza cromatica, non c'è davvero da illudersi di trovare una facile spiegazione generale.

Tuttavia vale la pena di tentar di applicare a questo problema il poco che sappiamo circa il modo di esplicarsi dei fattori cromosomici nell'ontogenesi. Dallo studio dei fenomeni della cosidetta eredità materna il predominio dei caratteri materni nei primi stadi di sviluppo dell'ibrido, ci appare come la più semplice manifestazione di quei fenomeni che negli ibridi tra forme diverse provocano l'inattività dei caratteri paterni se pure non l'espulsione dei cromosomi

che li portano. Questo ci dimostra, quanto del resto era prevedibile, che i geni sono potenzialità che si esplicano nella sintesi di un materiale protoplasmatico caratteristico e che questa sintesi dipende non solo dalle potenzialità geniche ma ben anche dalle condizioni di ambiente interno in cui si trovano a svolgersi. Ora, tenendo presente come in realtà sostanze organoformatrici siano presenti nell'uovo anche prima della fecondazione e come la segmentazione più che altro isoli queste sostanze distribuendole nei vari blastomeri, possiamo pensare — lasciando per ora intentata la soluzione del problema di come si costituisca nell'uovo l'organizzazione citoplasmatica che evidentemente regola, anche da sola, il corso dei primi stadi di sviluppo — che sia essenzialmente la distribuzione di queste varie sostanze organo-formative nei diversi blastomeri che dà a questi una differenziazione, un orientamento prospettico diverso : dapprima facilmente reversibile, ma poi sempre più spiccato e fissato, benchè permanga sempre una più o meno elastica capacità di reversione.

Ora questa primitiva differenziazione di natura esclusivamente citoplasmatica nei vari blastomeri dell'uovo segmentato tenderebbe a procedere, specificarsi e fissarsi per il vantaggio che una particolare costituzione citoplasmatica offrirebbe alla esplicazione funzionale di certi gruppi di geni piuttosto che di altri. E' specialmente in questo senso che ogni stato dell'ontogenesi condiziona i fenomeni successivi. Intervengono certamente condizioni topografiche, correlazioni e limitazioni di ordine funzionale, tutta una folla di condizionamenti sempre più complessi.

Ma l'origine del diverso orientamento dei primi elementi del germe sarebbe essenzialmente nella distribuzione differenziale delle sostanze organo-formative e nell'influenza che queste esercitano sullo sviluppo delle potenzialità geniche. E' per questo giuoco che, pur rimanendo invariato il corredo cromosomico, diventano sempre più divergenti le costituzioni citoplasmatiche dei vari elementi cellulari.

Il fatto che dissociandosi i primi blastomeri ciascuno può dar luogo ad un organismo completo dimostra che ai primi stadi questo processo di differenziazione citoplasmatica non è ancora progredito e si conserva tuttavia facilmente reversibile. Ma questo è naturale, dato che durante tutta la segmentazione avviene poco più che il « *decoupage* » della sostanza ovulare in vari territori cellulari e che anche nei primi stadi seguenti l'influenza dei geni comincia appena ad accennarsi, aiutata probabilmente dal fatto che comincia una sintesi di citoplasma, sia pure, ancora per un certo tempo, a spese di deutoplasma ovarico soltanto.

Naturalmente, se anche con questo concetto — generalizzazione dei concetti che derivano dallo studio sperimentale dei fenomeni di eredità materna — si potesse spiegare discretamente bene il corso dello sviluppo, rimarrebbe sempre il problema di come insorga nell'uovo ancora vergine e indiviso la differenziazione di varie sostanze organo-formative. Dobbiamo ammettere ch'essa avvenga

sotto l'influenza direttiva del nucleo diploide il cui complesso genico agirebbe attivamente in un certo periodo della maturazione ovulare (anche l'istologia richiama la nostra attenzione sul diverso aspetto del nucleo nei diversi periodi).

Insomma il concetto è questo : come negli incroci le uova di diversi mutanti o razze o specie offrono un ambiente citoplasmatico sempre meno adatto — quanto più le forme sono distinte — allo sviluppo di un dato patrimonio genetico eterologo; così i diversi blastomeri con le loro diverse qualità e quantità di sostanze organo-formative offrono un ambiente citoplasmatico variamente favorevole alla estrinsecazione funzionale dei diversi gruppi di geni. Alla disparità originaria si aggiungono naturalmente tutte quelle che insorgono in dipendenza della posizione delle cellule, della loro relazione reciproca, della diffusione per contatto di sostanze dall'una all' altra : tutte disparità che facilitando l'entrata in funzione e l'intensità funzionale di certi complessi genici piuttosto che di altri possono spingere sempre più avanti il processo di differenziazione.

Si può supporre che man mano che la differenziazione procede vada sempre più limitandosi la schiera dei geni effettivamente attivi; raggiungendosi così un effetto analogo a quello postulato dalla distribuzione differenziale della cromatina secondo Weismann.

La riattivazione dei geni — con reversione più o meno spiccata verso la totipotenza — resterebbe possibile in circostanze particolari, come in quei casi di incroci nei quali il corredo cromosomico paterno si dimostra paralizzato nell'ibrido F_1 ma riappare inalterato ed attivo quando un reincrocio lo riporti in condizioni opportune.

A voler tentare di specificare il meccanismo degli effetti di queste influenze differenziali dell'ambiente citoplasmatico sulla estrinsecazione funzionale dei vari elementi del corredo genetico, si può pensare che la velocità delle catene di reazioni caratteristiche catalizzate dal gene, traverso la produzione di enzimi specifici, debba dipendere, oltrechè dalla quantità di catalizzatore fondamentale, il gene stesso cioè (secondo la concezione di Goldschmidt), anche dalla condizione del substrato nel quale si trova il gene a svolgere la sua attività. Si può ammettere che questa dipendenza sia tanto efficace da poter ridurre anche a zero, praticamente, la velocità di estrinsecazione di certe determinate capacità caratteristiche.

Bisognerebbe tentare di sottoporre questi concetti e queste ipotesi ad analisi sperimentale, associando i metodi della genetica con quelli dell'embriologia sperimentale.

Credo, p. es., che il tentativo di fecondare con degli spermi eterogenei i vari blastomeri di un uovo aploide — ad es. per partenogenesi sperimentale — dissociati a stadi intermedi tra quelli ai quali può ottenersi facile sviluppo regolativo e quelli ai quali è ormai irreversibile la differenziazione a mosaico, potrebbe riuscire a risultati interessanti allo scopo di dimostrare — traverso diversità di caratteri insorti, sotto l'influenza dello stesso corredo nucleare, nel

prodotto dell'ulteriore sviluppo dei diversi blastomeri — l'appoggio selettivo che la differenziazione citoplasmatica può dare a determinati fattori cromosomici. Certo sono fecondissimi i campi ai quali la convergenza di due strade maestre della Zoologia sperimentale, la Genetica e l'Embriologia, potrebbe condurre e certamente condurrà in un futuro assai prossimo.

Dall' Istituto di Zoologia della R. Università di Pavia.

SUR UN CURIEUX COMPLEXE D'ASTERIE ET DE DONAX

PAR

Marcel PRENANT (Paris).

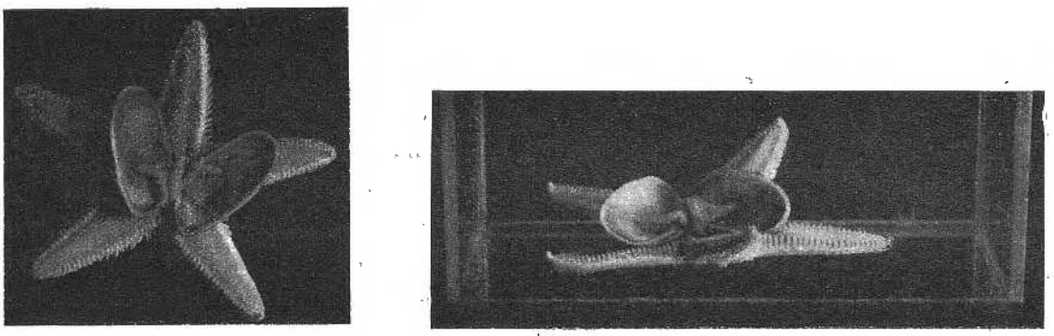
J'ai recueilli en août 1935, sur la plage sableuse du Caon, dans la baie de Douarnenez (Finistère), le curieux échantillon représenté dans les figures A et B. Il s'agit d'une Astérie (*Astropecten irregularis* [Linck]) qui porte une coquille bivalve de *Donax trunculus* L., comme encastrée à son pôle aboral. Le plan de symétrie de la coquille coïncide exactement avec le plan du radius I et de l'interradius 3 (dans la nomenclature de Loven), et l'avant de la coquille est tourné vers l'interradius 3. Une bride, passant dans le plan de symétrie par-dessus la charnière de la coquille, ne laissait, sur l'animal vivant, que très peu de jeu à des déplacements de celle-ci. De part et d'autre, deux expansions de cette bride simulent deux petits bras régénérés; mais un examen plus attentif, que confirment les résultats de la dissection et de l'étude histologique, montre qu'il n'y a pas eu régénération : la bride est formée par un décollement de la paroi dorsale de l'Astérie, et ses prolongements proviennent de l'arrachement partiel de ces parois, dans les radius II et V.

A la dissection, on constate, de façon plus précise, que la partie dorsale de l'estomac adhère à la bride et que les deux valves du Donax trouent la paroi gastrique. Dans les radius II et V, l'arrachement du tégument dorsal s'étend en largeur jusqu'au contact des plaques margino-dorsales, et, en longueur, respectivement jusqu'aux 10e et 11e de ces plaques, comptées à partir de la base du bras : soit sur 12 mm. de long environ. Dans toute la portion lésée, ces bras sont sensiblement plus étroits que les bras normaux (10 mm. au lieu de 12 mm., environ), comme si la distension par les viscères contribuait à donner leur forme aux bras intacts. Si, d'autre part, les prolongements latéraux de la bride ont une surface nettement plus faible que les lésions des bras, c'est que le tégument arraché y est enroulé sur lui-même.

La bride ne montre aucun indice de soudure secondaire, ni sur son trajet, ni à sa jonction avec la paroi du corps. Ceci (et aussi les rapports de l'estomac avec la coquille) empêche de supposer que la coquille ait pu pénétrer de l'extérieur dans l'Astérie, par effraction. Pour les mêmes raisons, on ne peut admet-

tre que ce complexe ait été réalisé par une opération artificielle : hypothèse qui serait d'ailleurs particulièrement peu vraisemblable sur une plage aussi peu fréquentée que la plage du Caon.

La seule interprétation plausible semble donc être celle-ci. On sait, depuis SCHIEMENZ (1), que les *Astropecten*, au lieu de digérer les Mollusques à l'extérieur, l'estomac dévaginé, comme font, par exemple, les *Asterias*, capturent bien leurs proies en dévaginant leur estomac, mais ramènent ensuite le tout à l'intérieur du corps. On peut donc supposer que l'Astérie a ingéré un Donax exceptionnellement gros, qui devait distendre considérablement l'estomac et la paroi dorsale relativement mince du disque. La digestion ayant détruit les



A *B*

A. L'échantillon est vu à plat, par la face dorsale. — *B*. Il est vu à peu près latéralement. Réduit. Dimensions réelles de l'Astérie : R=43 mm.; r=11 mm. Dimensions du Donax : longueur maxima, 33 mm.; hauteur maxima, 19 mm.; épaisseur maxima, 13 mm.

muscles adducteurs, le ligament a écarté les valves et la distension a été telle qu'estomac et paroi se sont rompus. L'Astérie ne semblant pas sérieusement affectée par sa blessure, il est probable que la bride aurait fini par se nécroser, que la coquille aurait été libérée et que la face dorsale de l'Astérie aurait été régénérée.

Cette hypothèse s'accorde bien avec la position des valves, symétrique par rapport à un des plans de symétrie approximative de l'Astérie. Il subsiste cependant deux difficultés : l'une est l'énorme distension de la bouche, qui serait nécessaire à l'ingestion d'un aussi gros Donax; l'autre est l'aspect normal, sans indices de régénération ni de nécrose, que présentent en coupes les tissus de la bride et de ses prolongements, ce qui semble indiquer pour la lésion une date assez récente; or, les muscles adducteurs étant parmi les parties molles les plus résistantes du Donax, il semble qu'après leur rupture il doive en subsister quelque temps des débris adhérents à la coquille; et l'absence de tels débris ne paraît s'expliquer que par un nettoyage assez prolongé de la coquille au contact de l'eau de mer. Cette hypothèse semble pourtant la seule admissible.

Faculté des Sciences de Paris.

(1) SCHIEMENZ, *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, IV, 1895-1897, p. 266.

SUR LE MÉCANISME D'ACCUMULATION DES RÉSERVES DANS LES GEMMULES DES *SPONGILLIDAE*

PAR

Nelly POURBAIX (Bruxelles).

Les gemmules, éléments de reproduction asexuée des *Spongillidae*, se constituent progressivement au cours de la vie de l'éponge et, sous nos climats, à la fin de l'automne, elles subsistent seules, soutenues par le squelette de spicules de la colonie; elles ne donneront naissance à la nouvelle éponge que le printemps suivant.

Chez l'espèce encroûtante : *Ephydatia fluviatilis*, la zone constituant la base de fixation renferme déjà de nombreuses gemmules dès les premiers mois d'été. Celles-ci se déposent en couches successives, si bien qu'en automne, l'éponge est constituée d'une véritable croûte de gemmules brunes surmontée d'une mince couche de tissu vivant, laquelle disparaît vers les mois de novembre, décembre.

Chez l'espèce *Spongilla lacustris*, présentant en outre de la base encroûtante des digitations, nous retrouvons le même processus : les gemmules se forment d'abord à la base de l'éponge; progressivement elles arrivent aux rameaux, où le phénomène est encore plus visible. C'est ainsi qu'en automne on trouve des gemmules constituées à la base du rameau; ensuite on les voit envahir petit à petit toute l'étendue et toujours en suivant la même loi : elles se forment en premier lieu dans l'axe du rameau, puis s'étendent jusqu'à la périphérie.

Ce genre de formation peut être mis en rapport avec l'état physiologique de l'organisme, car le phénomène de gemmulation suit, avec un certain espace de temps, la croissance. Les extrémités des rameaux, c'est-à-dire les régions les dernières apparues, les plus jeunes, les plus actives, les mieux aérées et irriguées, entrent en dernier lieu en phase de gemmulation. Les gemmules n'appa-

raissent donc pas simultanément dans toute l'éponge à un moment déterminé, mais semblent se constituer d'une façon continue; elles apparaissent dans les régions vieilles de l'organisme, où le métabolisme est ralenti, où les conditions de nutrition et d'oxygénation sont handicapées. D'ailleurs, MULLER (1911) a montré expérimentalement que des Éponges laissées en aquarium entrent rapidement en régression et donnent des sphérules comparables aux gemmules. Cependant, la gemmule se forme entièrement aux dépens des matériaux se trouvant dans son voisinage immédiat; les cellules jeunes, en pleine activité nutritive, n'interviennent nullement à la constitution des gemmules, qui se poursuit dans les régions vieilles. Des rameaux de *Spongilla* décapités continuent normalement à former des gemmules.

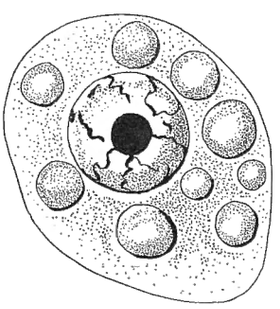


FIG. 1.
Archéocyte du mésenchyme de l'éponge un peu avant la gemmulation. G. = 2500.

Les cellules vieilles renferment des substances protéiques résultant de la digestion et qui servent de base à l'élaboration des réserves hivernales. Dans les éponges toutes jeunes, quelques jours après la germination, les archéocytes sont de belles cellules extrêmement déformables avec le noyau vésiculeux caractéristique et le cytoplasme clair, finement granulé. Dans une extrémité de rameau de *Spongilla lac.*, toutes les cellules sont en pleine activité; la circulation d'eau y est abondante et la capture des proies intensive. Aussi, voit-on de beaux archéocytes de 15 μ de diamètre renfermer des substances alimentaires en voie de digestion. Examinons un fragment de tissus quelque temps avant la gemmulation. Nous y voyons *in vivo* des phénomènes vitaux normaux. Cependant, notons dans cette préparation l'absence totale de cellules éosinophiles, si caractéristiques de l'éponge jeune. Une catégorie de cellules présente des caractères intéressants : ce sont les archéocytes (fig. 1). Ils sont très déformables, se déplacent au moyen de leurs pseudopodes hyalins et mesurent, à l'état de repos, environ 15 μ de diamètre; le noyau de 7 μ occupe une position presque centrale et le gros mucléole mesure 3 μ de diamètre. Ces cellules sont chargées d'inclusions plus ou moins sphériques, réfringentes, de différents diamètres, variant entre 2 et 3 μ. Ces inclusions donnent les réactions des substances protéiques et glycoprotéiques. A ce stade, il n'y a pas de lipines dans les cellules. L'apparition de ces réserves dans les archéocytes de l'éponge est le point de départ de l'édifice de la gemmule.

Les archéocytes renferment de plus en plus d'inclusions et augmentent en volume; ils deviennent par le fait même moins aptes à se déformer, à pousser des pseudopodes protoplasmiques et par conséquent à se faufiler par des passages étroits. C'est ainsi qu'on en trouve immobilisés dans un enchevêtrement de spicules, par exemple; d'autres, arrivant en leur contact, sont arrêtés, et ainsi se constitue une grappe de forme irrégulière qui grossit, s'individualise et constitue l'ébauche de la gemmule dans le mésenchyme de l'éponge.

En même temps, le métabolisme se ralentit dans l'éponge; la circulation d'eau et le fonctionnement des corbeilles vibratiles deviennent irréguliers. Les archéocytes, à peine groupés, ont toujours les mêmes dimensions, mais les inclusions protéiques réfringentes deviennent de plus en plus volumineuses; les plus grandes d'entre elles atteignent 4 à 5 μ et sont devenues bien sphériques; de nouvelles petites inclusions apparaissent (fig. 2). L'examen histochimique a montré qu'en outre des substances protéiques, ces archéocytes renferment des granules de substance grasse. Ces lipines se présentent sous forme de sphérules de 1 à 3 μ de diamètre chez *Spongilla lac.*, alors que dans un stade correspondant chez *Ephydatia fl.*, elles constituent une véritable poussière de granules extrêmement petits. Les archéocytes renferment dès à présent tous les constituants chimiques des gemmules mûres; leur organisation reste à se réaliser et leur quantité à accroître.

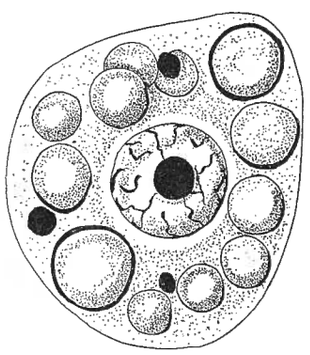


FIG. 2. — Archéocyte de la première ébauche de la gemmule. G. = 2500.

L'organisation histologique de la gemmule a été suffisamment étudiée par WIERJESKI (1886-1915), EVANS (1901) et d'autres; nous n'envisageons que les modifications relatives aux substances de réserve elles-mêmes dans la gemmule en formation.

Les archéocytes constituant la masse centrale de la gemmule augmentent de taille, ce qui les rapprochent les uns des autrres; ils s'allongent aussi quelque peu (fig. 3). Ils ont chacun leur beau noyau nucléolé et les inclusions prennent une forme allongée; leur masse devient opaque; d'autres sont au stade de sphérules de 4 à 5 μ avec contours opaques, et de nouvelles inclusions de 2 à 3 μ se forment encore. Chez l'espèce *Ephydatia fl.*, la graisse apparue sous forme de petits granules épars, indépendants, est maintenant enchâssée dans la substance protéique. *Spongilla lac.* montre la graisse sous forme de granules indépendants, distribués sans ordre dans la masse de l'archéocyte; ces caractères se retrouvent dans la gemmule constituée.

Pendant que s'organise la coque de la gemmule, les cellules centrales augmentent considérablement en grandeur; elles sont comprimées et s'étirent radiairement. Sur coupes histologiques, les noyaux sont souvent masqués par la masse énorme de granules de réserve, dont certains ont déjà l'aspect caractéristique aux gemmules mûres; il y en a à tous les stades de formation et de nouveaux apparaissent toujours. L'apparition dans les cellules de substances glycoprotéiques, protéiques et grasses en quantité toujours croissante semble liée à un état métabolique particulier de l'organisme. Elle commence dans les cellules vieilles de l'éponge, ayant assimilé pas mal de substances nutritives et se trouvant dans un milieu où les conditions d'irrigation, d'oxygénation deviennent défavorables. Cet état d'intoxication paraît déclencher la synthèse des substances glycoprotéiques et les lipines constituant les réserves. Ces substances continuent

à se produire abondamment dans la gemmule en formation. Le matériel nécessaire à cette élaboration doit être fourni aux archéocytes, tout comme l'ovule se remplit de réserves apportées par les cellules nourricières. Lorsque la jeune gemmule est complètement isolée de l'extérieur par une couche continue de substance chitinoïde, les granules de réserve continuent à se former et à s'accroître; leur nombre augmente en quantité considérable, à tel point que sur coupes histologiques faites à 4 μ d'épaisseur, on ne peut même plus distinguer les limites cellulaires ni les détails cytologiques. Il semble bien que le matériel nécessaire à la synthèse des substances protéiques et graisseuses est apporté sous forme dissoute par un liquide nourricier intercellulaire baignant les cel-

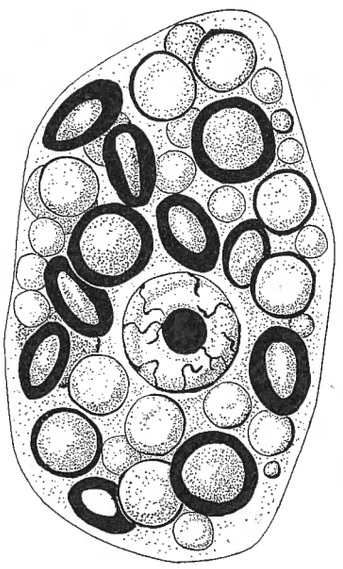


FIG. 3.
Archéocyte interne d'une jeune gemmule en formation. G. = 2500.

FIG. 4.
Archéocyte binucléé, rempli de réserves. Frottis, G. = 2500.

lules, qui diffuse à travers les membranes et arrive ainsi aux archéocytes centraux. Des substances en suspension ou en solution peuvent sous cet état seulement traverser la membrane de chitine à peine formée.

Dans un stade correspondant à la division mitotique du noyau, l'archéocyte est entièrement rempli de grains de réserve (fig. 4). Chez *Ephydatia fl.*, les granules sont ovalaires et aplatis, longs de 6 μ, très réfringents et constitués d'une substance fondamentale formée de protides et de glycoprotides dans laquelle est enchâssée, selon une zone médiane couvrant les deux faces et un pôle, une substance graisseuse, une lipine dont la nature exacte ne peut pas être déterminée actuellement d'après les dernières données de LISON (1934) à ce sujet. Par deux colorations histologiques superposées, on peut mettre en évidence ces deux substances différentes. La bande graisseuse médiane, en bleu foncé, par le Noir Soudane B., se dessine fort bien sur l'ensemble du granule

coloré en rouge par le Carmin de Best. Chez *Spongilla lac.*, les granules réfringents sont formés uniquement d'un mélange de substances protéiques et glycoprotéiques, tandis que les lipines se trouvent indépendants sous forme de sphérules dont le diamètre est inférieur à 1 μ.

Les éléments parvenant sous forme dissoute aux archéocytes, nécessaires à la synthèse d'une quantité considérable de réserve, doivent provenir d'une zone très voisine de la gemmule, car un grand nombre de gemmules se forment côte à côte, et nous avons vu que les cellules jeunes n'interviennent pas. Ces substances seraient cédées par des cellules vieilles qui restent en dehors de la gemmule. En effet, nous trouvons autour de chaque gemmule en formation un anneau de cellules qui entrent en nécrose et il est fort probable que les substances protéiques accumulées par ces cellules pendant leur phase active de digestion passent à l'état de sol dans le liquide intercellulaire et arrivent ainsi jusqu'aux archéocytes centraux de la gemmule.

SUR UN ACANTHOCÉPHALE DU GENRE *MEDIORHYNCHUS* H. J. VAN CLEAVE D'UNE OUTARDE A HUPPE NOIRE *CHORIOTIS ARABS* (L.) DU SAHEL MAURITANIEN

PAR

Robert Ph. DOLLFUS (Paris).

Lors de sa mission au Sahara occidental, mon ami Théodore Monod, malgré des circonstances difficiles, a pris la peine de disséquer quelques vertébrés pour la recherche des helminthes.

Chez une outarde à huppe noire : *Choriotis arabs* (L.), capturée entre Boghé et Aleg (Mauritanie), le 4 avril 1934, Monod trouva, dans l'intestin, des vers parasites : de nombreux spécimens de cestodes appartenant à plusieurs genres (en particulier *Idiogenes*), quelques nématodes (de couleur rose sur le vivant) identifiables à *Hartertia rotundata* (Linstow 1883) L. G. Seurat 1915, et environ une cinquantaine d'exemplaires d'un acanthocéphale segmenté que je rapporte à *Mediorhynchus taeniatus* (Linstow), de la famille des *Gigantorhynchidae*.

Les spécimens de Monod sont à comparer avec diverses descriptions de Gigantorhynchidés segmentés, parasites d'Otidiformes, *Numida*, *Burhinus*, dont l'attribution générique et spécifique doit être tout d'abord clairement définie. Je vais donc rechercher quelle acception est à donner aux noms génériques et spécifiques employés par les descripteurs, ensuite je décrirai les spécimens de Monod pour justifier l'attribution générique et spécifique présentement adoptée.

FAMILLE DES GIGANTORHYNCHIDAE HAMANN 1892, emend.

L'acception de la famille des *Gigantorhynchidae* Hamann 1892, *emendata*, varie considérablement selon les auteurs; au sujet de sa composition, il n'y a pas unanimité, ainsi que le montre une comparaison des classifications propo-

sées ou adoptées par T. Southwell et J. W. S. Macfie (1925), H. J. Van Cleave (1925), L. Travassos (1926), G. S. Thapar (1927), A. Meyer (1931, 1933), G. Witenberg (1932), etc., pour ne citer que les plus récentes.

Si, de cette famille, on exclut, pour la rendre plus homogène, d'une part les *Moniliformidae* H. J. Van Cleave 1925, d'autre part les *Prosthenorchiinae* (Travassos 1915), Travassos 1926 (inclus. *Oligacanthorhynchidae* (Southwell et Macfie 1925), A. Meyer 1933 *sensu+Pachysentidae* A. Meyer 1931), il ne reste plus que les sous-familles des *Gigantorhynchinae* (Travassos 1915), Travassos 1926 *sensu*. Cette sous-famille, à elle seule, constitue la famille des *Gigantorhynchidae* Hamann, dans la classification de Meyer (1931, p. 58; 1933, pp. 26, 178, 532). On reconnaît immédiatement les formes qui lui appartiennent, parce qu'elles réunissent ces deux caractères :

Le rostre porte antérieurement des crochets et, plus en arrière, des épines;

Le *receptaculum proboscidis* s'insère à la paroi interne du rostre, à une petite distance de l'extrémité antérieure du rostre ou vers le milieu.

Les *Gigantorhynchidae* ainsi compris se répartissent facilement en deux groupes :

A. — Rostre avec une couronne apicale de 18 grands crochets à racine double, le reste du rostre étant garni de petites épines.

(Parasites des *Xenarthra, Myrmecophagidae*. Amérique du Sud.)

B. — Rostre avec une région antérieure portant plusieurs rangées transversales de grands crochets à racine simple et une région postérieure avec plusieurs rangées transversales de petites épines.

(Parasites d'Oiseaux. Ancien et Nouveau Continent.)

Le **groupe A** comprend seulement le genre *Gigantorhynchus* Hamann 1892, type *G. echinodiscus* (Diesing 1851); c'est, selon moi, la sous-famille des *Gigantorhynchinae* proprement dite.

Pour les espèces du **groupe B**, plusieurs genres ont été créés.

Tout d'abord, N. Kostylev (1914, pp. 187-188) proposa *Heteroplus* Kostylev, avec pour type une espèce qu'il avait étudiée en la désignant sous le nom de *Gymnorhynchus otidis* (Miescher), et, comme autre espèce, *Heteroplus mirabilis* (L. de Marval) (1). Le genre *Heteroplus* était principalement défini par ce caractère : les rangées longitudinales de grands crochets de la partie distale du rostre ne correspondent pas aux rangées longitudinales d'épines de la partie proximale. Comme autre caractère, Kostylev a indiqué que les lemnisques avaient 2 à 3 fois la longueur du réceptacle de la trompe. Dans une note suivante, Kostylev (1915, pp. 393-394) donna quelques renseignements complémentaires.

(1) KOSTYLEV (1915, p. 394) ajouta *Gigantorhynchus empodius* Skriab. aux espèces du genre *Heteroplus*.

Un peu plus tard, et indépendamment, H. J. Van Cleave (1916, p. 224) proposa *Mediorhynchus* H. J. Van Cleave (type *M. papillosus* H. J. Van Cleave 1916), pour trois espèces qui pouvaient très bien, toutes trois, être admises dans le genre *Heteroplus* (Kostylev 1914 *sensu*). Peu après, Van Cleave (1918, pp. 28, 29, 34) retira du genre *Mediorhynchus* l'espèce *grandis* Van Cleave 1916, pour la faire passer dans le genre *Heteroplus* Kostylev, indiquant à tort que, chez *Mediorhynchus*, le nombre de rangées longitudinales de crochets était le même que celui des rangées longitudinales d'épines, caractère permettant de le séparer d'*Heteroplus*, chez lequel le nombre de rangées longitudinales était différent pour les crochets et les épines. Postérieurement, ayant réexaminé ses matériaux, Van Cleave (1925, p. 303) expliqua qu'en réalité *Mediorhynchus* Van Cleave correspondait exactement à *Heteroplus* Kostylev et que, *Heteroplus* étant préemployé (par Mulsant et Rey, 1871, pour un genre de coléoptères), les espèces appartenant au genre de Kostylev devenaient des *Mediorhynchus*.

Le fascicule où Van Cleave publia son genre *Mediorhynchus* parut seulement le 16 décembre 1916; quelques jours avant (6 décembre 1916), Lauro Travassos avait lu, au Congrès de Médecine de Saint-Paul (Brésil), un travail (qui parut en 1917) où il proposait le genre *Empodius* Travassos, pour séparer *Gigantorhynchus empodius* Skriabine 1913 des vrais *Gigantorhynchus*, ignorant alors, semble-t-il, que cette espèce avait déjà été considérée comme un *Heteroplus* par Kostylev (1915, p. 394) (1).

Tel qu'il fut défini par Travassos (1917, p. 181; 1917, p. 60; 1918, p. 80), *Empodius* Travassos était, comme alors le reconnut Travassos, exactement synonyme d'*Heteroplus* Kostylev 1914 et comprenait, entre autres espèces, *Empodius otidis* (Miescher 1841) (l'espèce désignée sous ce nom étant celle décrite comme *Gigantorhynchus otidis* (Miescher), puis *Heteroplus otidis* (Miescher), par Kostylev).

Lauro Travassos (1917, p. 60) (voir aussi 1918, p. 80, et 1920, p. 9) proposa

(1) Pour revendiquer la priorité d'*Empodius*, L. Travassos (1925, p. 142) insiste sur le fait que le fascicule où parut *Mediorhynchus* fut distribué seulement le 16 décembre, alors que la communication au Congrès médico-paulista fut lue le 6 décembre, ainsi qu'en témoignent les « Actes de la première séance de la section de biologie » de ce Congrès et les journaux de la ville de Sao-Paulo. Remarquons que la « lecture » d'une communication n'entre pas en ligne de compte pour la priorité, mais seulement la date de la distribution du fascicule où est imprimée la communication (ou son résumé, si ce résumé mentionne le nom dont la priorité est revendiquée); or, les « Actes » imprimés de ce Congrès ont certainement été distribués plus de dix jours après la communication, et Travassos ne dit pas quelle fut leur date de distribution. Si les journaux locaux ont mentionné la communication lue par Tavassos, le 6 décembre, sans mentionner que, dans cette communication, avait été proposé le nom de genre *Empodius*, avec pour type *E. empodius* (Skriab.), cela ne peut entrer en ligne de compte pour la priorité; dans le cas où ce genre aurait été signalé dans les journaux de Sao-Paulo (ce qui est peu probable), Travassos aurait dû dire dans quels journaux et à quelle date; mais Travassos n'a pas encore donné les précisions permettant d'accepter sa revendication de priorité.

en outre un genre *Micracanthorhynchus* Travassos, avec pour type *M. emberizae* (Rudolphi 1819), pour des espèces (dont *Echinorhynchus micracanthus* Rud.) présentant tous les caractères des *Empodius*, à l'exception supposée d'un seul : la partie proximale du rostre ne porterait pas de petites épines, alors qu'elle en porte chez *Empodius*.

Ce caractère fut, par la suite, reconnu inexact : les petites épines existaient aussi chez *Ech. micracanthus* Rudolphi (ainsi que le vérifia Van Cleave (1925, p. 304) par l'examen des types originaux) et chez *Ech. emberizae* Rud. (ainsi que le reconnut Travassos (1924, pp. 370-371, 375, 383, 387, pl. XIV-XVI) lorsqu'il redécrivit l'espèce).

Micracanthorhynchus Travassos devenait ainsi synonyme de *Mediorhynchus* Van Cleave et disparaissait de la nomenclature; Travassos lui-même (1924, pp. 366, 378) abandonna *Micracanthorhynchus* au profit de *Mediorhynchus*, mais Travassos n'abandonna pas, comme en 1920, *Empodius;* il en restreignit seulement l'acception, restreignant en même temps l'acception de *Mediorhynchus* Van Cleave (1).

L'ancien genre *Heteroplus* Kostylev, nom. praeocc., dans la nouvelle classification de Travassos (1924, 1926), a été coupé en deux :

1. *Empodius* (Trav. 1917) **Trav. 1924 sensu,** pour les espèces à partie distale du rostre portant seulement un petit nombre de rangées transversales de grands crochets (par exemple 4, c'est-à-dire 2 par rangée longitudinale). Dans ce genre entrait *Heteroplus otidis* (Miescher) Kostylev 1914.

Disons tout de suite que, chez le type du genre, les crochets étant sur environ dix rangées transversales (5 à 6 par rangée longitudinale, d'après Skriabine), l'espèce de Skriabine ne pouvait être choisie pour type d'un genre ainsi défini et ce genre ne pouvait pas être nommé *Empodius*.

2. *Mediorhynchus* (Van Cleave 1916) Travassos 1924 *sensu*, pour les espèces à partie distale du rostre portant un nombre de rangées transversales de crochets d'environ 10 à 12 (c'est-à-dire 5 ou 6 par rangée longitudinale). Dans ce genre entrait *Heteroplus mirabilis* (Marval) Kostylev 1914. Travassos ne semble pas s'être aperçu que l'espèce qu'il avait choisie pour type d'*Empodius* correspondait exactement à *Mediorhynchus*, pris dans cette acception (2).

---

(1) Dans sa publication de 1920, Travassos (p. 9) avait indiqué comme des genres séparés « *Mediorhynchus* V. Cleave 1916 = *Empodius* Trav. 1916 » et *Micracanthorhynchus* Travassos 1917.

Plus tard, Travassos (1915, p. 142) dit que s'il avait accordé la priorité à *Mediorhynchus*, c'est parce qu'il croyait la publication de Van Cleave parue en octobre 1916.

(2) Dans la pensée de Travassos, *Empodius* devait s'appliquer à des espèces n'ayant qu'un très petit nombre de rangées transversales de crochets, ce qui n'est évidemment pas le cas de l'espèce de Skriabine; il suffit de voir la figure originale donnée par Skriabine pour le constater; aussi est-il surprenant que Travassos (1925, p. 142) ait écrit : « Le *Gigantorhynchus empodius* est une espèce très proche de *Heteroplus otidis* ou qui même lui est identique. »

La distinction entre les deux genres, ainsi séparés d'après le nombre de rangées transversales de crochets, apparaît comme très fragile; d'autres caractères ont été recherchés pour justifier la séparation en deux genres des espèces constituant ce que j'ai appelé plus haut le **groupe B.**

Ant. Meyer (1933, pp. 26, 178, 183, 532) a conservé à la fois *Empodius* et *Mediorhynchus*, répartissant entre ces deux genres les anciens *Heteroplus* et fondant leur séparation sur d'autres caractères que ceux invoqués en 1924 et 1926 par Travassos.

Chez *Empodius* (Travassos 1917) **Ant. Meyer 1933 sensu,** le receptaculum proboscis n'est pas simplement sacciforme, mais comprend deux parties dont l'antérieure a sa paroi mince ventralement, épaisse dorsalement. L'enveloppe externe des œufs à maturité est une coque granuleuse compacte.

Chez *Mediorhynchus* (Van Cleave 1916) **Ant. Meyer 1933 sensu,** le receptaculum proboscis est, assez simplement, sacciforme-claviforme, jamais formé de deux parties. L'enveloppe externe des œufs à maturité ne consiste pas en une coque granuleuse compacte.

Que l'on puisse distinguer deux genres dans le **groupe B,** d'après les caractères invoqués par Ant. Meyer, c'est peut-être admissible, mais en conservant pour ces deux genres les termes *Empodius* et *Mediorhynchus*, Meyer est arrivé logiquement à cette absurdité, que l'espèce-type du genre *Empodius*, c'est-à-dire *Empodius empodius* (Skriabine 1913) est placée dans le genre *Mediorhynchus !*

Dans l'état actuel de nos connaissances, j'estime qu'il est préférable de ne pas séparer dans deux genres les espèces du **groupe B,** et j'adopte pour leur ensemble le genre *Mediorhynchus* Van Cleave, considéré comme englobant l'ancien genre *Heteroplus* (ainsi qu'*Empodius* et *Micracanthorhynchus*).

Il est regrettable que la plupart des helminthologistes aient continué à employer le genre *Empodius*, le regardant comme valable, sans s'apercevoir qu'il avait été créé pour une espèce à laquelle, par suite de sa définition, il ne pouvait pas être appliqué (1).

Gen. MEDIORHYNCHUS (H. J. Van Cleave 1916) H. J. Van Cleave 1925.

Ainsi qu'il a été dit plus haut, j'adopte l'emploi du genre *Mediorhynchus* pour l'ensemble des espèces qui correspondent à l'ancien genre *Heteroplus* Kostylev; par exemple, toutes les espèces classées par Jean G. Baer (1925, pp. 551-552) comme étant des *Heteroplus* sont des *Mediorhynchus*.

Nous avons vu que, pour type, Kostylev (1914, p. 187) désigna une espèce

(1) Si l'on voulait reprendre *Empodius* pour *Empodius empodius* (Skriab.), il faudrait en donner une nouvelle définition, mettant en évidence qu'il existe réellement des caractères permettant d'exclure cette espèce du genre *Mediorhynchus*. Jusqu'à présent, il ne semble pas qu'*Empodius empodius* (Skriab.) puisse être séparé génériquement des autres *Mediorhynchus*.

qu'il avait antérieurement décrite (1914, p. 531) comme étant « *Echinorhynchus otidis* Miescher » et comme ayant pour synonymes « *E. houbarae* M., *E. taeniatus* v. Linst., *E. segmentatus* Marval ».

Que doit-on entendre par « *Echinorhynchus otidis* Miescher » ?

A ma connaissance, Fr. Miescher n'a jamais ni nommé ainsi, ni décrit sous ce nom un échinorhynque; d'où vient donc que tant d'helminthologistes ont usé de cette appellation ? Il est utile d'apporter quelques précisions sur ce point.

Lors d'une réunion, à Zurich, de la Société helvétique des Sciences naturelles, à la Section de Zoologie, le président, Rudolf Schinz (1841, p. 75), dit quelques mots au sujet de la capture de deux outardes (*Otis houbara* Bechst. nec Desf. = *Houbara macqueeni* (Gray), jeunes ♂) dans le canton de Zurich. Dans une de ces outardes, tuée le 20 mai 1839 à Metmenstätten, près de la Reuss, il y avait, dit Schinz (1841, p. 76), une extraordinaire quantité d'un *Echinorhynchus* présentant beaucoup de ressemblance avec *E. moniliformis*, mais que Miescher, après examen, estima être nouveau (1).

Gurlt (1845, p. 264), dans son catalogue, a seulement cité « *Echinorhynchus* Miescher », trouvé dans *Otis houbara*, et Félix Dujardin (1845, pp. 516-517) a seulement dit : « M. Miescher (*Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Gesell.*, 1841) a trouvé dans le houbara (*Otis houbara*) un échinorhynque très voisin de l'*Echin. moniliformis*, qu'il regarde come une espèce nouvelle. »

L'appellation « *Echinorhynchus otidis-houbarae* Miescher » apparaît pour la première fois dans le *Systema helminthum* de C. M. Diesing (1851, p. 56), comme *sp. inquir.* C'est cette appellation que nous trouvons dans le *Compendium* de Linstow (1878, p. 136; 1889, p. 50) et qui a été employée par Linstow (1879, pp. 317, 337, 342, pl. V, fig. 21, individu *in toto*) pour désigner un unique spécimen long de 8^{mm}3, à renflements ellipsoïdaux réguliers (2), appartenant à la collection du Cabinet royal d'Histoire naturelle de Stuttgart, trouvé dans l'intestin d'*Otis houbara*, et déjà mentionné par Hering (1872, p. 149), sous le nom d' « *Echinorhynchus sp. nova* Miescher », comme étant de provenance étrangère, dans le catalogue de cette collection.

S'agissait-il bien de l'espèce examinée autrefois par Miescher ? C'est possible, mais ce ne peut être affirmé que si, chez les houbara, il n'existe qu'une seule espèce d'acanthocéphale moniliforme.

L'appellation « *Echinorhynchus otidis* Miescher » apparaît pour la première fois dans un ouvrage de Louis de Marval (1904, p. 579) (3), l'espèce est décrite ainsi :

« Corps très allongé, aplati, lisse chez les jeunes et présentant chez les

---

(1) Il n'est pas question de ce parasite dans le « Catalogue des Acanthocéphales de la Suisse », d'Émile André (1921).

(2) Linstow dit que cet échinorhynque, par ses renflements, rappelait les proglottis de « *Taenia globifera* » ou *Ech. moniliformis*.

(3) Marval aurait dû proscrire complètement cette appellation, en raison de l'exis-

adultes une série de nœuds ou d'articles moniliformes. Il mesure de 25-100 mm. de long. Rostre hémisphérique très court, armé de 12 rangées longitudinales de 2 crochets. soit 4 cercles tranverses. Cou long, cylindrique, armé de 30 rangées longitudinales de 6 aiguillons chacune, sortant d'un petit mamelon. Œufs? »

L'année suivante, Marval a tantôt usé de l'appellation « *Echinorhynchus otidis-houbarae* Miescher » (voir Marval 1905, pp. 204, 305) [1], tantôt de l'appellation « *Echinorhynchus otidis* Miescher » (voir *ibid.*, pp. 213, 305-307, 334, 335, 355, pl. I, fig. 41-42; pl. II, fig. 44, 44*a*, 59), donnant une description, sous ces noms, de spécimens provenant d'un *Otis* sp. et appartenant au Musée de Berlin, où ils étaient étiquetés « *E. moniliformis* ».

Marval (1905, p. 307) a déclaré que, bien que les originaux de Miescher n'existassent plus, il était convaincu que les spécimens du Musée de Berlin appartenaient à la même espèce, de même que le spécimen décrit par Linstow en 1879, remarquant toutefois que, d'après la description donnée par Linstow, il y aurait 6 rangées transversales de crochets, c'est-à-dire 3 par rangée longitudinale, au lieu de 2, comme chez les spécimens du Musée de Berlin.

Que le spécimen du Musée de Stuttgart d'*Otis houbara*, ceux du Musée de Berlin d'*Otis* sp. et ceux de Miescher d'*Otis houbara*, appartiennent à une même espèce : *E. otidis-houbarae* Diesing, c'est assez vraisemblable en raison de leur aspect moniliforme, et nous pouvons l'admettre à la rigueur, mais nous devons examiner si la supposition de Marval (1905, pp. 307, 335), d'après laquelle *E. otidis-houbarae* représenterait l'état jeune d'*E. taeniatus* Linstow, est fondée.

Nous savons, par L. de Marval, que, parmi les individus d'*E. Otidis-houbarae* Diesing, du Musée de Berlin (longueur 25 à 100 mm.), les très jeunes avaient le corps aplati, presque lisse, et que les individus plus âgés présentaient (sauf vers les extrémités) une suite de nœuds et d'entre-nœuds; c'est là un habitus bien différent de celui d'*E. taeniatus* Linstow, qui présente une suite de pseudoproglottis trapézoïdaux emboîtés les uns dans les autres, au moins à l'état adulte.

Si nous nous reportons à la description et aux figures originales d'*E. taeniatus* Linstow (1901, pp. 419-420, 428, pl. XIV, fig. 20-22), d'après des spécimens longs de 36 à 70 mm., récoltés dans l'intestin de *Numida Rikwae* Reichenow, du lac Rukwa (Afrique Orientale), nous ne trouvons aucune indication qui

---

tence d'un *Echinorhynchus otidis* Fr. v. P. Schrank. Cet emploi d'un même nom pour des espèces très éloignées a été la cause de diverses confusions (voir, par exemple, Van Cleave, 1918, p. 28).

[1] D'après L. Travassos (1917, p. 13), l'appellation « *Echinorhynchus otidis houbarae* » aurait été employée en 1899 par C. Parona. C'est là une référence inexacte, empruntée à L. de Marval (1905, p. 305) : il n'est pas question de ce nom, ni même d'un acanthocéphale d'Otidiforme, dans le Catalogue des Acanthocéphales de la collection Parona (1898, pp. 4-5). Il y a eu confusion avec « *Echinorhynchus* sp. » de *Numida ptilorhynchus* Licht., du Soudan oriental, très brièvement décrit par C. Parona (1885, pp. 442, 443).

nous permette de supposer qu'il s'agit de la même espèce qu'*E. otidis-houbarae* Diesing, à un âge plus avancé; Linstow ne dit pas que les spécimens de 36 mm. avaient un habitus différent de ceux de 70 mm. (1), et, en tous les cas, on n'a pas observé de formes de passage entre les spécimens à renflements ellipsoïdaux d'*E. otidis-houbarae* Diesing et ceux à pseudoproglottis trapézoïdaux d'*E. taeniatus* Linst.

Kostylev (1914, p. 532, fig. 1) a figuré *in toto* des exemplaires qu'il a considérés comme se rapportant à « *Echin. otidis* Miesch. » en même temps qu'à « *Echin. taeniatus* Linst. » et provenant de deux hôtes : *Otis macqueeni* (Gray) et *Œdicnemus crepitans* Temm., des bords du fleuve Emba (province de l'Oural); d'après cette figure 1, il n'est pas douteux que ces spécimens avaient le même habitus que *taeniatus*, avec pseudoproglottis trapézoïdaux, et non l'habitus moniliforme représenté par Marval (1905, pl. II, fig. 44, 59) et Linstow (1879, pl. V, fig. 21) pour *E. otidis-houbarae* Dies. (ex Miescher). Du reste, Kostylev (1916, p. 66) précise bien que ces spécimens ont une segmentation très marquée, avec articles coniques. Si Kostylev (1914, p. 188; 1914, p. 532) a aussi parlé de « Kegelförmige Glieder » et de « in Gestalt metamer angeordneter Knötchen », c'est seulement, semble-t-il, parce qu'il considérait, avec Marval, « *E. otidis* Miesch. » comme un état jeune d'*E. taeniatus* Linst.

Mon opinion, c'est que la description publiée par Kostylev (1914, p. 186; 1914, pp. 531-536, fig. 1-8; 1915, pp. 393-394; 1916, pp. 66, 67, 68-69, pl. VI, fig. 74-75) concerne plutôt *taeniatus* Linst. qu'*otidis-houbarae* Dies., en admettant que Kostylev n'ait pas eu sous les yeux deux formes différentes. Remarquons toutefois que la longueur des grands crochets des spécimens de Kostylev était de 0.0462 pour la première rangée et 0.0924-0.1089 pour la seconde, soit de 0.04 à 0.10, ce qui ne correspond ni à la longueur des grands crochets donnée pour *otidis* par Marval (0.117), ni à celle donnée pour *taeniatus* par Linstow (0.270). Il faudrait évidemment revoir comparativement les spécimens de Kostylev, Linstow et Marval pour se prononcer définitivement sur leur identité spécifique.

Kostylev (1914, pp. 531, 532; 1916, p. 66) a aussi rapporté, comme l'avait fait Marval (1904, p. 581; 1905, pp. 332-335), *E. segmentatus* Marval à *E. taeniatus* Linst. et *E. otidis-houbarae* Dies.

Cette identification ne semble pas certaine. *E. segmentatus* Marval (1902, pp. 423-424, fig. 9A-9C) a été sommairement décrit d'après un unique spécimen dépourvu de rostre, provenant de la collection C. Parona et ayant été récolté dans l'intestin de *Numida ptilorhynchus* Licht.; cet unique spécimen

---

(1) Dans ses publications ultérieures, Linstow n'a pas donné de nouveaux renseignements sur la morphologie de *taeniatus*. En 1904 (p. 380), Linstow a seulement mentionné *E. taeniatus* v. Linst., de *Numida*, dans une liste d'acanthocéphales pseudosegmentés. En 1908 (p. 28), Linstow a rapporté dubitativement, sans description, à « *Echinorhynchus*? *taeniatus* » un spécimen trouvé chez *Pterocles namaqua* (Gmel.) du Pfanne Mookane (Kalahari); il est très douteux que cette identification soit exacte.

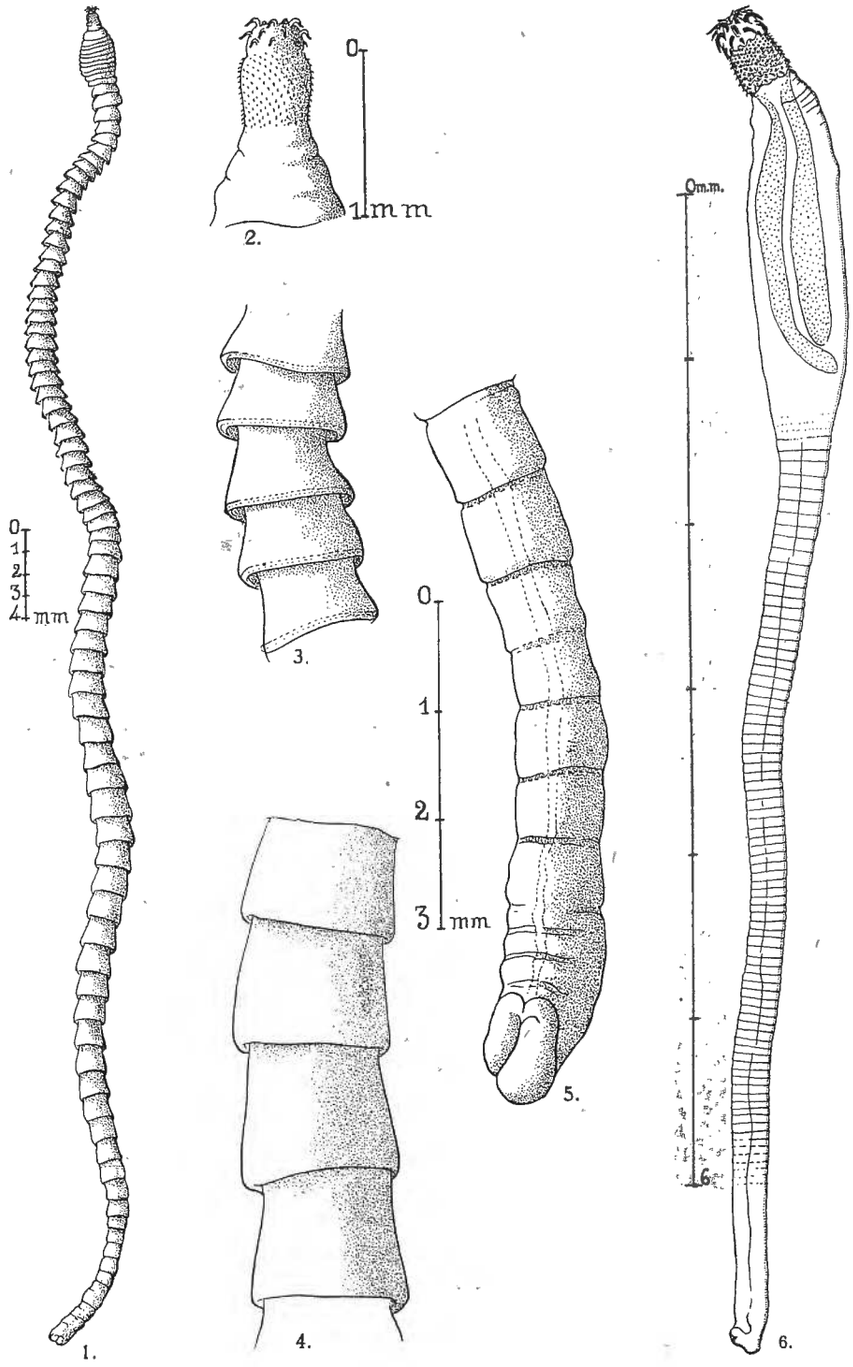


FIG. 1-5. — *Mediorbynchus taeniatus* (LINSTOW), de *Choriotis arabs* (L.).
Théodore Monod *leg.*, 4 avril 1934. Mauritanie. Habitus d'un adulte.
FIG. 6. — Jeune immature. Préparation *in toto* montée dans le baume du Canada.

avait déjà été très brièvement décrit comme « *Echinorhynchus* n. sp. » par C. Parona (1885, pp. 442, 443) dans son travail sur des parasites rapportés du Soudan oriental; à cette époque, le spécimen en question était encore pourvu de son rostre et Parona indiqua que les crochets étaient en « quattro fila trasversali » et les épines en « cinque altre file o serie ».

Malgré une ressemblance évidente avec *taeniatus*, il n'est pas encore prouvé qu'il s'agit bien d'une même espèce. Plusieurs helminthologistes ont considéré *segmentatus* comme une espèce indépendante. R. T. Leiper (1908, p. 194) a rapporté à *E. segmentatus* Marval des spécimens trouvés dans l'intestin de *Numida ptilorhynchus* Licht. du Nil Blanc, mais O. Fuhrmann (1909, p. 36) a rapporté à *E. taeniatus* des spécimens trouvés aussi dans *Numida ptilorhyncha* Licht. du Nil Blanc. D'autre part, T. Southwell et et J. W. S. Macfie (1925, pp. 165-167) ont décrit sous le nom d'*Empodius segmentatus* Marval des spécimens récoltés chez une espèce de *Numida* vraisemblablement différente [1] du Transvaal et du Nyasaland; ces auteurs ont vu les crochets disposés par files de 4 sur environ 20 rangées longitudinales et les épines aussi par files de 4 sur au moins 40 rangées longitudinales. Était-ce bien l'espèce de C. Parona et L. de Marval qui a été redécrite par Southwell et Macfie? Il est difficile de se prononcer sans revoir comparativement les spécimens.

Rappelons que L. Gedoelst (1911, pp. 136-292), dans son *Synopsis*, a seulement cité, pour *Numida ptilorhyncha* Licht., *Echinorhynchus taeniatus* Linst.

Ant. Meyer (1933, p. 179) n'a pas considéré *E. segmentatus* Marval comme une espèce particulière; il l'a réunie à *taeniatus* Linstow, qu'il a redécrit sous le nom d' « *Empodius taeniatus* (von Linstow) » d'après des exemplaires du Musée de Berlin. (Voir Meyer, 1933, pp. 179-180, fig. 181-183; voir aussi, pp. 432, 436, 439 et fig. 318, 325, 329-330.)

En ce qui concerne *Echinorhynchus otidis-houbarae* Dies., une description en a été donnée sous le nom d'*Empodius otidis* (Miescher 1841) par A. Meyer (1933, pp. 180-181), en partie d'après celle publiée par Kostylev (1914), en partie d'après des spécimens trouvés chez un *Eupodotis* sp. au Jardin zoologique de Berlin, admettant que les spécimens de Kostylev se rapportent bien à la même espèce que ceux de Miescher (1841) et ceux décrits par Marval.

Tout en séparant les spécimens de Kostylev de l'espèce *taeniatus*, Meyer cite, pour hôtes de *taeniatus*, justement les hôtes (*Otis macqueenii* Gray et *Œdicnemus crepitans* Temm. = *Œ. œdicnemus* (L) ayant fourni à Kostylev son matériel. Il est vrai que Meyer cite aussi ces deux mêmes hôtes à propos d'*otidis-*

---

(1) L'hôte est désigné par Southwell et Macfie sous le nom de « guinea fowl (*Numida pilorhynchus*) », mais *N. ptilorhynchus* Licht. n'existe pas au Transvaal et au Nyasaland, du moins à l'état sauvage; il s'agit vraisemblablement d'une sous-espèce de *N. mitrata* Pallas 1767.

(2) Au lieu d'employer le nom d'*Empodius segmentatus* (Marval), Southwell et Macfie auraient dû, préférablement, employer celui de *Mediorhynchus segmentatus* (Marval).

houbarae. Parmi les hôtes de *taeniatus*, Ant. Meyer (1933, pp. 180, 356) cite encore (outre *Numida ptilorhynchus* Licht. et *N. rikwae* Reichenow) *Otis tarda* L. Qui a trouvé *Echin. taeniatus* Linst. chez *Otis tarda* (L.)? Qui a vu des spécimens d'*Echin. taenioides* Linst. récoltés chez *Otis tarda* (L.)? Ant. Meyer ne le dit pas. Lauro Travassos (1917, p. 13; 1924, pp. 370, 382), Jean-G. Baer (1925, p. 552) ont aussi cité *Otis tarda* (L.) comme hôte de *taeniatus*, mais sans référence; ce renseignement est sans doute simplement tiré de l'ouvrage de Marval (1905, pp. 213, 332, 335), mais Marval n'a dit nulle part qu'il avait vu des *taeniatus* récoltés chez cet hôte et n'a pas dit non plus que quelqu'un en avait vu ou qu'il en existait dans une collection. Aucun témoignage écrit ou oral n'ayant été fourni, ni par Marval ni par d'autres, concernant la présence d'*Echin. taeniatus* Linst. chez *Otis tarda* (L.) [1], j'estime qu'avant d'admettre cet oiseau au nombre des hôtes de ce parasite, il faut attendre la publication d'une référence précise de récolte.

CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES EXEMPLAIRES RECOLTÉS PAR TH. MONOD

(Fig. 1-11.)

La taille varie de 6 à 77 mm.; les petits individus, jeunes/immatures, sont beaucoup moins nombreux que les adultes à maturité.

Ces jeunes immatures ont une forme de massue (fig. 6); leur corps n'est pas extérieurement segmenté, mais les préparations colorées et transparentes montrent déjà l'indication des segments; cette pseudo-segmentation débute au niveau où cesse le renflement portant le proboscis et cesse un peu avant l'extrémité postérieure du corps. Pour le spécimen figuré (fig. 6), le renflement a une largeur de 0.56; ensuite le corps conserve à peu près une largeur de 0.28, s'atténuant insensiblement jusqu'à 0.21, au voisinage de l'extrémité postérieure. Les lemnisques sont longs de 1.75, larges de 0.22.

La partie antérieure du rostre (portant les crochets) est longue de 0.16, large de 0.26; la partie proximale du rostre (portant les épines) est longue de 0.30, large de 0.32.

Comme l'apex du rostre n'est pas complètement évaginé, les crochets de la 1re rangée transversale ne sont pas nettement observables; ils semblent avoir une

---

[1] Chez *O. tarda* (L. 1758) ont été trouvés, à Greifswald, par Rudolphi, de nombreux exemplaires d'un Échinorhyngne obtus aux deux extrémités, dont la trompe était rétractée; pour ce motif, Rudolphi dit ne pas en donner de diagnose. On peut supposer que si cet Échinorhynque avait présenté un corps moniliforme ou pseudosegmenté, Rudolphi l'aurait mentionné. Tant que les exemplaires de Rudolphi n'auront pas été redécrits, il faut considérer *Echinorhynchus tardae* Rud. (1809, p. 308; 1819, p. 77) comme un *nomen nudum*.

longueur dépassant un peu 40 μ (1); ceux de la 3e rangée sont longs d'environ 70 μ (branche d'insertion); mais vus sous une certaine incidence, ils peuvent présenter, à partir de la pointe, une longueur dépassant 100 μ; ceux de la 3e rangée sont manifestement plus longs et plus robustes que les précédents et les suivants; ils atteignent 110 μ; ceux de la 4e ont environ 90 μ; ceux de la 5e ont seulement de 35 à 45 μ (branche distale), avec une branche d'insertion pouvant atteindre environ 48 μ.

Chez les individus plus grands, la segmentation externe apparaît; tout d'abord elle se manifeste seulement dans la partie du corps qui suit immédiatement le renflement; elle ne s'étend pas en direction antérieure, ou à peine, mais s'étend rapidement en direction postérieure, pour ne s'arrêter qu'à une très petite distance de l'extrémité postérieure (fig. 1-5).

Pour un individu de taille moyenne, ayant achevé sa pseudo-proglottisation et long, par exemple, de 35 mm., on peut compter environ 70 segments bien distincts extérieurement; ils ne sont bien nets qu'à partir d'environ $2^{mm}7$ de l'extrémité antérieure du rostre et ils deviennent indistincts à partir d'une distance d'environ 0.55 de l'extrémité postérieure.

Les segments peuvent être plus longs que larges ou inversement; leur longueur est très variable; certains atteignent 0.85; d'autres sont très courts, par exemple 0.375; leur forme générale est trapézoïde (fig. 3), avec un bourrelet à leur bord postérieur, mais ce bourrelet peut s'atténuer et disparaître; le segment peut alors prendre une forme rectangulaire ou carrée (fig. 4); c'est généralement le cas à la fin de la région pseudo-proglottisée (fig. 5) et aussi, mais plus brièvement et d'une manière moins marquée, au début de la région pseudo-proglottisée.

Le nombre de segments n'augmente pas proportionnellement à la longueur du corps; c'est ainsi que, sur un individu long de 70 mm., j'ai compté 91 segments bien distincts (plus 5 ou 6 mal distincts); sur un spécimen long de 73 mm., j'ai compté 92 segments bien distincts (plus 5 mal distincts, antérieurement, et 16 mal distincts, postérieurement); sur un spécimen long de 77 mm., j'ai compté seulement 74 segments bien distincts (plus 13-14 mal distincts).

Pour l'individu mûr de taille moyenne déjà considéré (long de 35 mm. par exemple), le proboscis a une longueur totale de 0.685, dont 0.125 pour la zone des crochets et 0.56 pour la zone des épines; celle-ci a un diamètre d'environ 0.41. Cet individu montre, faisant suite au proboscis, une région rétrécie

(1) Pour la mesure des longueurs de crochets, qui sont à peu près en U renversé, je prends, en principe, la distance entre le sommet de la courbure et l'extrémité de la pointe ou l'extrémité de la base d'insertion; mais il n'est possible d'indiquer, dans la plupart des cas, que des longueurs approximatives, les crochets se présentant sous des incidences diverses et ne pouvant être mesurés qu'en projection; c'est seulement lorsqu'un crochet se présente exactement de profil que l'on peut voir exactement le sommet de la courbure.

sur une longueur de 0.3, avec un diamètre de 0.325, mais beaucoup d'individus ne montrent aucune trace de cou. Le corps se renfle ensuite un peu, atteignant une largeur de 0.80 au niveau de l'extrémité postérieure des lemnisques; au delà, les pseudo-proglottis sont de largeur variable, sans dépasser 0.11.

L'anatomie interne est mal conservée chez mes échantillons; toutefois on peut observer, chez quelques-uns, que le réceptacle du proboscis s'insère au niveau de la limite entre la zone des crochets et celle des épines, alors que les lemnisques s'insèrent à un niveau correspondant à peu près au milieu de la longueur du receptaculum, c'est-à-dire un peu en arrière de la limite postérieure de la zone des épines. J'ai mesuré une longueur de $2^{mm}6$ avec une largeur de 0.22 pour les lemnisques d'un spécimen long de 37 mm.

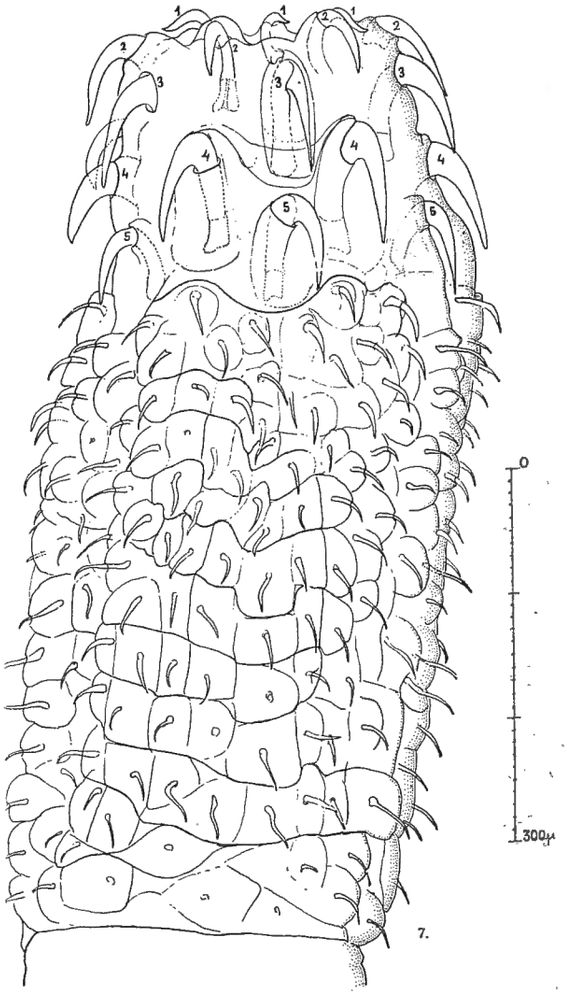


FIG. 7. — Rostre d'un adulte à maturité.

Sur un exemplaire monté *in toto*, dont quelques parties avaient été envahies par l'air, j'ai pu voir partiellement l'appareil vasculaire tégumentaire. Les vaisseaux, qui n'ont pas de membrane propre, parcourent la couche de fibrilles radiaires de la peau; il y a un gros vaisseau longitudinal dorsal émettant deux vaisseaux transversaux par segment, mais ces vaisseaux transversaux, ainsi que l'a déjà observé A. Meyer (1933, pp. 179-180, 436, fig. 325), ne forment pas d'anneaux complets.

Je ne peux rien dire des testicules, tous les adultes que j'ai examinés étant des femelles. Les œufs deviennent extrêmement abondants et arrivent à remplir une grande partie de la cavité du corps, des lemnisques à l'extrémité postérieure. Leurs dimensions moyennes correspondent à 90-92 × 48-52 µ, mais on peut en rencontrer de plus petits et de plus grands; par exemple, j'ai mesuré : 80 × 40, 84 × 48, 87 × 44, 90 × 46, 90 × 48, 92 × 40, 92 × 48, 92 × 50, 92 × 52 et même, une fois, 106 × 50 µ.

J'ai donné plus haut quelques renseignements sur l'armature du proboscis à propos d'un jeune immature, mais je crois utile de donner des renseignements plus détaillés sur cette armature.

Les dimensions des crochets n'augmentent pas proportionnellement à la longueur du corps : de très jeunes immatures peuvent avoir des crochets plus grands que les crochets correspondants de grands individus à maturité; il semble que les crochets acquièrent précocement leurs dimensions définitives.

Les crochets sont insérés suivant cinq circonférences concentriques (fig. 7) situées les unes au-dessous des autres, c'est-à-dire que les crochets sont disposés

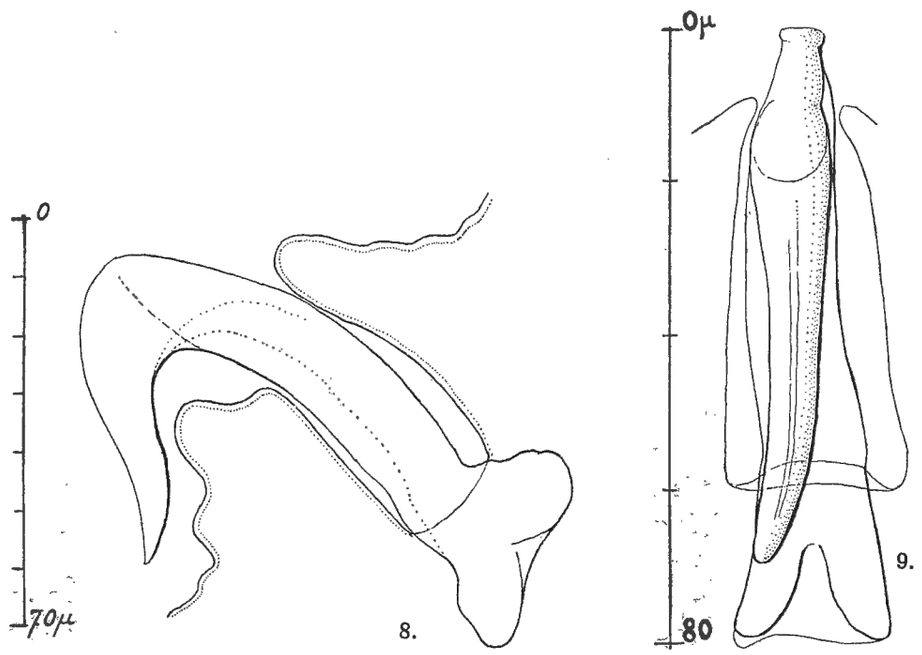


FIG. 8. — Crochet de la cinquième rangée transversale, vu obliquement par en haut.
FIG. 9. — Crochet de la cinquième rangée transversale, vu de face.

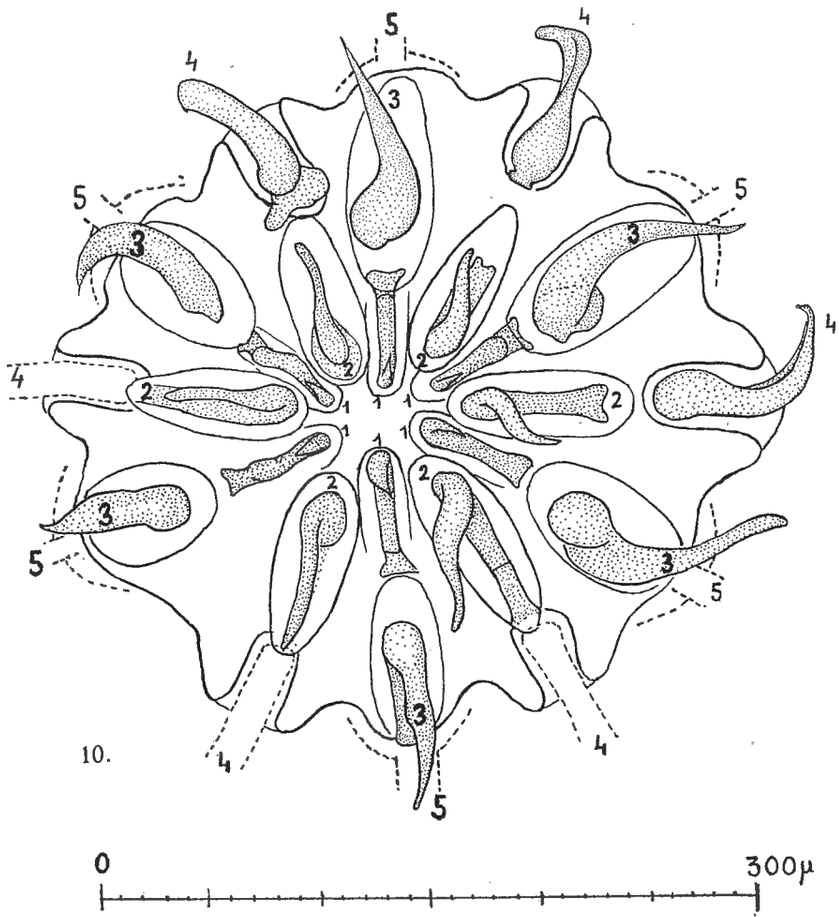
en cinq rangées transversales. Il y a 6 crochets par circonférence, donc un total de 30 crochets. Ceux d'une circonférence alternent avec ceux de la circonférence précédente et de la circonférence suivante. La disposition radiaire est parfaitement nette; les crochets sont sur douze lignes longitudinales; une file longitudinale de 3 crochets alterne avec une file longitudinale de 2.

A chaque crochet correspond une petite protubérance papilliforme entourant la branche d'insertion à la manière d'une gaine, sauf la base et la courbure; seule la branche distale terminée par la pointe dépasse de la protubérance (fig. 8 et 9).

Pour les raisons rappelées plus haut, les longueurs de crochets ne peuvent

être mesurées qu'approximativement. Je donne ci-dessous les longueurs en μ que j'ai relevées chez deux adultes de taille moyenne (1) :

	BRANCHE DISTALE	BRANCHE PROXIMALE	BRANCHE DISTALE	BRANCHE PROXIMALE
1er rang	40	40 ?	24	52-54
2me rang	60	70-80	66-70	80-76
3me rang	90-100	100	80	100
4me rang	90-100	120-110	110	110
5me rang	76-80	70-80	90	60-70



10.

FIG. 10. — Rostre d'un adulte, vu par l'apex, montrant la disposition radiaire et non spirale des crochets.

(1) Pour le deuxième individu, la largeur maximum des crochets est d'environ 10 μ pour le 1er rang; 16 pour le 2e; 18 à 22 pour le 3e; 16 à 20 pour le 4e; 14 à 16 pour le 5e.

Chez ces deux individus, ce sont les crochets du 4e rang qui sont les plus grands et les plus robustes; chez d'autres individus, ce sont ceux du 3e rang. Lorsque les plus grands crochets sont ceux du 3e rang, les crochets du 5e rang sont sensiblement plus petits que dans le cas où les plus grands crochets sont ceux du 4e.

Remarquons que si l'on regarde la trompe de face ou de profil, il est fréquent de ne pas pouvoir observer les crochets du 1er rang transversal, et si l'éva-

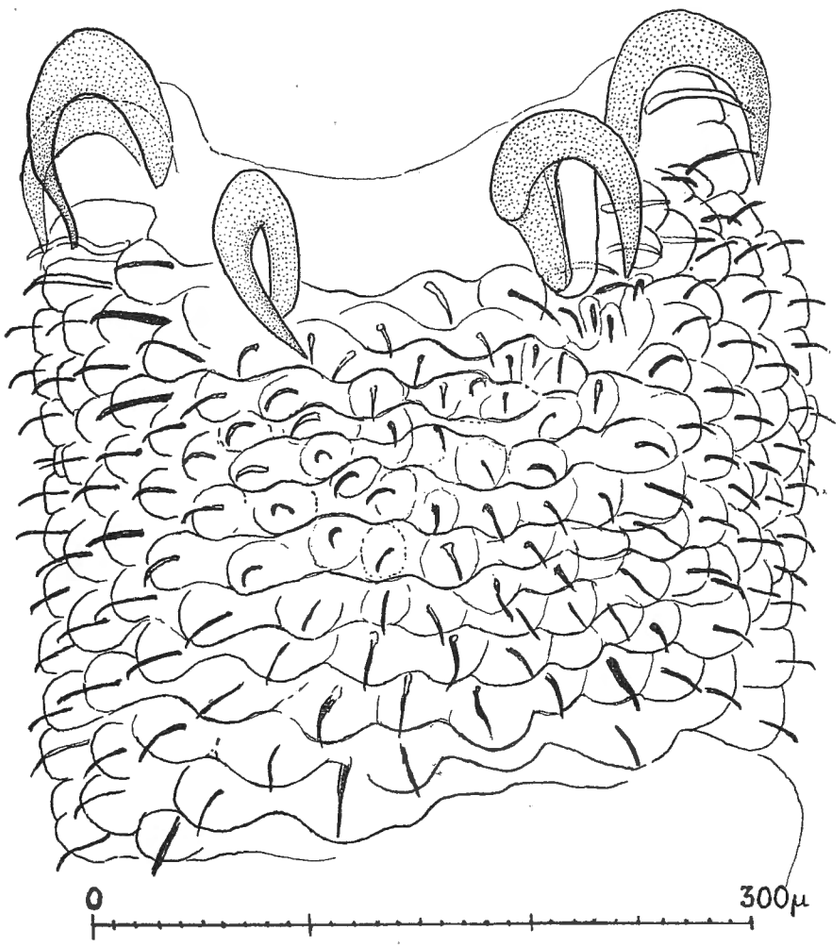


FIG. 11. — Zone des épines (partie proximale du rostre), même spécimen que celui de la figure 10.

gination n'est pas complète, on peut croire qu'il y a 6 files longitudinales de 1 crochet seulement alternant avec 6 files longitudinales de 2.

Si l'on regarde la trompe par l'apex (fig. 10), les rangées transversales 1, 2, 3, 4 sont bien visibles, mais il peut arriver que la cinquième soit cachée; on peut alors croire qu'il y a 6 files longitudinales de 2 alternances avec 6 files longitudinales de 2.

Il est possible que les divergences au sujet du nombre des crochets, entre les descriptions publiées, soient attribuables au fait que toutes les observations n'ont pas été exécutées dans des conditions favorables.

Chaque épine est aussi portée par une protubérance papilliforme, mais ne formant pas de gaine. Les épines sont arquées, très grêles à pointe aiguë, longues de 46 à 52 μ, avec une largeur de 2 à 4 μ près de la base. Ces protubérances sont serrées les unes contre les autres et occupent sans interruption toute la partie du proboscis située en arrière de la zone des crochets (fig. 7 et 11). La disposition en quinconces des épines présente beaucoup d'irrégularités. J'ai compté environ 35 à 42 files longitudinales de 9 à 13 épines.

RESUME

1. *Gigantorhynchus empodius* Skriabine, choisi par Travassos comme type du genre *Empodius* Travassos, présente des caractéristiques rostrales (crochets sur 10-11 rangées transversales) incompatibles avec la définition donnée par Travassos pour le genre *Empodius*.

2. *G. empodius* Skriabine appartient au genre *Mediorhynchus* H. J. Van Cleave = *Heteroplus* Kostylev, nom. preoccup. Pour cette raison et la précédente, *Empodius* disparaît de la nomenclature.

3. Si l'on désirait répartir en deux genres les espèces correspondant à l'ancien genre *Heteroplus* Kostylev, en plaçant dans un premier genre celles pourvues seulement d'un petit nombre (par exemple 2 à 5) de rangées transversales de crochets et dans un second genre celles pourvues d'un plus grand nombre de rangées transversales de crochets (par exemple 8 à 13), il faudrait proposer un nom nouveau pour le premier et conserver *Mediorhynchus* pour le second. Cette subdivision de l'ancien genre *Heteroplus* ne paraît pas actuellement utile, ni justifiée par des différences marquées dans l'anatomie interne.

4. L'appellation « *Echinorhynchus otidis-houbarae* Miescher » ne peut pas être attribuée à Miescher; elle a été employée pour la première fois par Diesing (1851) et l'appellation « *Echinorhynchus otidis* Miescher » a été employée pour la première fois par L. de Marval (1904). Cette espèce : *Mediorhynchus otidis-houbarae* (Diesing), est décrite comme ayant un corps moniliforme, une suite de renflements ellipsoïdaux et de constrictions, ou de nœuds et d'entre-nœuds, alors que *Mediorhynchus taeniatus* (Linstow) a un corps formé d'une suite de pseudo-proglottis trapézoïdaux, emboîtés les uns dans les autres.

Il n'est nullement prouvé que *taeniatus* et *otidis-houbarae* soient une seule espèce, bien que des descripteurs aient rapporté à « *otidis* Miescher » des *taeniatus* (Linstow).

5. Le *Mediorhynchus* récolté par Théodore Monod en Mauritanie, chez *Choriotis arabs* (L.), est identifiable à *taeniatus* (Linstow), qui n'avait pas encore été signalé chez cette outarde.

Les crochets du proboscis sont au nombre de 30, en 5 rangées transversales de 6, c'est-à-dire en 12 files longitudinales : 6 files de 3 alternant avec 6 files de 2. Leur disposition radiaire, et non spirale, est parfaitement nette.

Laboratoire de Productions coloniales
du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

BIBLIOGRAPHIE

1921. André (Émile), Acanthocéphales. (*Catalogue des Invertébrés de la Suisse*, fascicule 13 [*Muséum d'Histoire naturelle de Genève*], VI + 39 p., fig. 1-3. Genève, 1921.)

1925. Baer (Jean-Georges), Un nouvel Acanthocéphale d'Oiseau. *Heteroplus numidae* n. sp. (*Revue Suisse de Zoologie*. Genève, XXXI, n° 15, mars 1925, pp. 549-553, fig. 1-2.)

1851. Diesing (Carolus Mauritius), Systema Helminthum, vol. II. *Vindobonae*, 1851, VI+588 p.+Corrigenda 3 p.

1845. Dujardin (Félix), Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. (*Nouvelles suites à Buffon*. Paris, XVI+65 p.; *atlas*, 15 p., pl. I-XII, 1845, 8°.)

1909. Fuhrmann (Otto), Die Cestoden der Vögel des weissen Nils. (*Results of the swedish zoological expedition to Egypt and the White Nil, 1901, under the direction of L. A. Jägerskiöld*, part III. Uppsala, 1909, pp. 1-55, fig. 1-53.)

1911. Gedoelst (Louis), Synopsis de Parasitologie de l'homme et des animaux domestiques, pp. I-XX+1-332, fig. 1-327. Lierre-Bruxelles, 1911, 8°.

1845. Gurlt (Ernest, Friedrich), Verzeichniss der Thiere, bei welchen Entozoen gefunden worden sind. (*Archiv für Naturgesch.*, XI. Jahrg., 1. Bd., 1845, pp. 223-325.)

1872. Hering (Eduard, August von), Uebersicht der Eingeweidewürmer und Hauptparasiten. (*Jahreshefte des Verein für vaterland. Naturkunde in Württemberg*. Stuttgart, XXVIII, Heft 2-3, Dez. 1872, pp. 129-165.)

1914. Kostylev (N. N.), Ein Beitrag zur Anatomie von *Gigantorhynchus otidis* Miesch. (*Centralbl. f. Bakt. Parasitenk. u. Infektionskrank.*, I. Abt., Originale, LXXII, Bd., Heft 6/7, 1914, pp. 531-536, fig. 1-8.)

1914. — Ueber die Stellung einiger Acanthocephalenarten im System. (*Zoolog. Anzeiger*, XLIV, Nr. 4, 28.4.1914, pp. 186-188, fig. 1.)

1915. — Contributions à la faune des Acanthocéphales de la Russie. (*Annuaire du Musée Zoolog. Acad. Impér. Sciences. Saint-Pétersbourg*, t. XX, 1915, pp. 389-394, fig. 1-8.)

1916. — Catalogue explicatif de la collection de vers parasites du cabinet zoologique de l'Académie Impériale de Médecine militaire. Pétrograde, 1916, 8°. Livraison II, partie II. *Acanthocephali*, pp. 46-79, pl. V-VI, fig. 48-59, 60-76.

1908. Leiper (R. T.), An Account of some Helminthes contained in Dr. C. M. Wenyon's collection from the Soudan. (3. *Report of the Wellcome Reseach Laboratories at the Gordon Memorial College in Khartoum*, pp. 187-199, pl. XXI, fig. 1-2; XXII, fig. 1-6.)

1878. LINSTOW (OTTO VON), Compendium der Helminthologie. Hanover, 1878, 8°, pp. 1-382.

1879. — Helminthologische Untersuchungen. (*Jahreshefte des Vereins für Vaterländ. Naturkunde in Württemberg*. Stuttgart, XXXV, 1879, pp. 313-342, pl. V, fig. 1-24.)

1889. — Compendium der Helminthologie. Nachtrag. Hanover, 1889, 8°, pp. 1-151.

1901. — Helminthen von den Ufern des Nyassa-Sees, ein Beitrag zur Helminthen-Fauna von Süd-Afrika. (*Jenaische Zeitsch. für Naturwissensch.* Jena, XXXV. Bd., Heft 4, 20.4.1901, pp. 409-428, pl. XIII-XIV, fig. 1-34, A-E.)

1904. — Neue Helminthen aus Westafrika. (*Centralbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskrank.*, I Abt., Originale, XXXVI. Bd., Heft 3, 16.6.1904, pp. 379-383, pl., fig. 1-10.)

1908. — II. Helminthes. Nematoden und Acanthocephalen. (*Denkschriften der medizinisch-naturwissensch. Gesellschaft zu Jena.* XIII. [Leonhard Schultze, Zoologische und Anthopologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika, I], pp. 19-28, pl. IV, fig. 1-22.)

1902. MARVAL (LOUIS DE), Étude sur quelques Échinorhynques d'Oiseaux. (*Archives de Parasitol.* Paris, V, n° 3, 15.4.1902, pp. 412-349, fig. 1-14 C.)

1904. — Sur les Acanthocéphales d'Oiseaux. Note préliminaire. (*Revue Suisse de Zoologie*. Genève, XII, fasc. 3, 1904, pp. 573-583.)

1905. — Monographie des Acanthocéphales d'Oiseaux. (*Revue Suisse de Zoologie*. Genève, XIII, 1905, pp. 195-387 + 8 p. non pag., pl. I-IV, fig. 1-164.)

1931. MEYER (ANTON), Neue Acanthocephalen aus dem Berliner Museum. Begründung eines neuen Acanthocephalensystems auf Grund einer Untersuchung der Berliner Sammlung. (*Zoolog. Jahrbücher. System.*, LXII, Heft 1-2, 10.12.1931, pp. 53-108, fig. 1-74.)

1933. — Acanthocephala. (*Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, IV. Bd., 2. Abt., 2 Buch., Leipzig, 1933, pp. I-VI + 1-582, fig. 1-383, pl. I, fig. 1-4.)

1841. MIESCHER (FRIEDRICH), Voir : Rud. Schinz.

1885. PARONA (CORRADO), Di alcuni elminti raccolti nel Sudan orientale da O. Beccari e P. Magretti. (*Annali mus. civico di storia natur. di Genova*, XXII (2ª ser., II), 7.10.1885, pp. 424-445, pl. VI-VII, fig. 1-25.)

1898. — Helminthum ex Conradi Paronae Museo Catalogus. Sect. III. Nematodes, Sect. IV. Acanthocephali. Genuae, Idibus Martii, 1898, pp. 1-5.

1809. RUDOLPHI (CAROLUS ASMUNDUS), Entozoorum sive Vermium Intestinalium Historia Naturalis, vol. II, Pars 1, Amstelaedami, 1809, pp. 1-459, pl. VII-XII.

1819. — Entozoorum Synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. Berolini, 1819, pp. I-X + 1-811, pl. I-III.

1841. SCHINZ (RUDOLF), « ... zum zweiten Male die Kragentrasche (*Otis houbara*) aus dem Canton Zürich zugekommen sei... » (p. 75). « Der erste Vogel war mit einer ausserordentlichen Menge von Eigenweide Würmern, aus der Gattung *Echinorhynchus*, versehen, welche viel Aenlichkeit mit *Echinorhynchus moniliformis* hatten, nach Herrn Prof. Miescher's Untersuchung aber neu sein sollen. » (p. 76). (*Verhand. der schweizerischen Naturforsch. Gesellsch. bei ihrer Versamml. zu Zürich.* 26te Versamml., 1841, Zoologische Section, Sitzung vom 3. August, pp. 75-76.)

1913. SKRJABIN (K. I.), Zur Acanthocephalen-Fauna Russich Turkestans. *a*) Acanthocephalen der Sumpf- und Wasservögel. (*Zoolog. Jahrbücher. System.*, XXXV, Heft 4, 14.11.1913, pp. 403-414, fig. texte A, pl. XV, fig. 1-6, XVI, fig. 7-14.)

1925. Southwell (T.), et Macfie (J. W. S.), On a Collection of *Acanthocephala* in the Liverpool School of Tropical Medicine. (*Annals of Trop. Med. and Parasitol.* Liverpool, XIX, n° 2, 16.7.1925, pp. 141-184.)

1927. Thapar (Gobind Singh), On *Acanthogyrus* n. g. from the Intestine of the Indian Fish *Labeo rohita*, with a Note on the Classification of the *Acanthocephala*. (*Journ. of Helminthology*. London, V, n° 2, June 1927, pp. 109-120, fig. 1-6.)

1917. Travassos (Lauro) [1], Gigantorhynchidae brazileiras. (*Annales do 1° Congresso Medico Paulista*, vol. II. Actes de la première séance de la Section de biologie [séance du 6.12.1916], p. 181 [paru en 1917].)

1917. — Revisão dos acantocefalos brazileiros, Parte I, Fam. *Gigantorhynchidae* Hamann, 1892. (*Memorias do Instit. Oswaldo Cruz*. Rio de Janeiro-Manguinhos, t. IX, fasc. 1, 1917, pp. 5-62, pl. I-XXIV A, fig. 1-148.)

1918. — Pesquizas sobre as *Gigantorhynchidae*. (*Revista da Socied. brasil. de sciencias*, 1918, n° 2, pp. 79-81.)

1920. — Acanthocephalos dos animales domesticos. (*Revista de Veterinaria e Zootechnia*. Rio de Janeiro, anno X, n° 1, 1920, pp. 3-23, fig. 1-29.)

1924. — Revisão dos Acanthocephalos brasileiros. 1. Fam. *Gigantorhynchidae* Hamann, 1892. Suplemento. (*Memorias do Instit. Oswaldo Cruz*. Rio de Janeiro-Manguinhos, t. XVII, fasc. 2, 1924, pp. 365-387, pl. XIV-XVIII, fig. 1-20.)

1925. — Quelques notes sur les Acanthocéphales. (*Comptes rendus hebdom. séances Soc. Biologie*. Paris, t. XCIII [Soc. brésilienne de Biol., séance du 6.4.1925], pp. 142-143.)

1926. — Revisão dos Acanthocephalos brasileiros. Parte II. Familia *Echinorhynchidae* Hamann, 1892, sub-fam. *Centrorhynchinae* Travassos, 1919. (*Memorias do Instit. Oswaldo Cruz*. Rio de Janeiro-Manguinhos, t. XIX, fasc. 1, 1926, pp. 31-125, pl. III-XXVI, fig. 1-95.)

1916. Van Cleave (Harley, J.), Acanthocephala of the genera *Centrorhynchus* and *Mediorhynchus* (new genus) from North American Birds. (*Transact. American Microscop. Soc.*, XXXV, n° 4, oct. 1916 [paru 16.12.1916], pp. 221-232, pl. XXXVII-XXXIX, fig. 1-16.)

1918. — The *Acanthocephala* of North American Birds. (*Transact. American Microscop. Soc.*, XXXVII, n° 1, jan. 1918, pp. 19-48, pl. I-V, fig. 1-34.)

1923. — A key to the genera of *Acanthocephala*. (*Transact. American Microscop. Soc.*, XLII, n° 4, oct. 1923, pp. 184-191, fig. 1.)

1925. — A critical study of the *Acanthocephala* described and identified by Joseph Leidy. (*Proceed. Acad. Natural Sciences Philadelphia*, LXXXVI [1924], pp. 279-334, pl. XIV-XVIII, fig. 1-41 [paru 15.1.1925].)

1932. Witenberg (Georges), Akanthocephalen-Studien. I. Ueber einige für die Systematik der Akanthocephalen wichtige anatomische Merkmale. II. Ueber das System der Akanthocephalen. (*Bollettino di Zoologia*. Napoli, anno III, n. 5, ottobre 1932, pp. 243-252, fig. 1-5; pp. 253-266, fig. 1-2.)

[1] Cet ouvrage, cité d'après Travassos, n'a pas été consulté. Je n'ai pu ni l'obtenir de l'auteur, ni le trouver dans les bibliothèque publiques et privées qui me sont accessibles à Paris.

Liste des hôtes, avec référence des publications où ont été mentionnées originellement les exemplaires récoltés (1).

Nom de l'hote	Provenance	Référence bibliographique de la récolte du parasite.	Nom sous lequel le parasite est désigné.
Otis [sensu lato?] sp.?	Musée de Berlin.	Marval 1905 p. 307	*Echinorhynchus otidis* Miescher.
Chlamydotis undulata (Jacquin 1784). = «Kragentrappe».	Jardin zoologique de Berlin.	Anton Meyer 1933 p. 181	*Empodius otidis* (Miescher).
Chlamydotis undulata (Jacquin 1784). = *Otis houbara* auct.	Musée de Stuttgart.	Linstow 1879 p. 387	*Echinorhynchus Otidis houbarae* Miescher.
		Hering 1872 p. 149	*Echinorhynchus sp. nova* Miescher.
Chlamydotis undulata macqueeni (Gray 1834). = *Otis houbara* Bechst. 1802 nec. Desf. 1787	Canton de Zurich.	R. Schinz 1841 p. 76	*Echinorhynchus* [*n. sp.* Miescher].
idem.	Fleuve Emba (Oural).	N. Kostylev 1914 p. 531	*Gigantorhynchus otidis* Miescher.
Choriotis arabs (L. 1758). = *Eupodotis arabs* (L. 1758).	Aleg (Sahel mauritanien)	Th. Monod in R. Ph. Dollfus.	*Mediorhynchus taeniatus* (Linstow).
Burhinus œdicnemus (L. 1758). = *Œdicnemus œdicnemus* (L. 1758). = *Œ. crepitaus* Temm. 1815.	Fleuve Emba (Oural).	N. Kostylev 1914 p. 531	*Gigantorhynchus otidis* Miescher.
Numida rikwae Reichenow 1900 (groupe de *N. mitrata* Pallas 1767).	Lac Rikwa (Afrique orientale).	Linstow 1901 p. 419	*Echinorhynchus taeniatus* Linstow.
Numida meleagris (L. 1758). = *Numida ptilorhyncha* Lichtenstein in Lesson 1831.	Soudan oriental.	C. Parona 1885 p. 442	*Echinorhynchus n. sp.?*
		Marval 1902 p. 423	*Echinorhynchus segmentatus* Marval.
idem.	Nil Blanc.	O. Fuhrmann 1909 p. 36	*Echinorhynchus taeniatus.*
idem.	idem.	R. T. Leiper 1908 p. 194	*Echinorhynchus segmentatus* Marval.
Numida sp. = *?N. mitrata coronata* [Gray 1844] Gurney 1868,	Transvaal Nyasaland.	T. Southwell et J. W. S. Macfie 1925 p. 165	*Empodius segmentatus* (Marval).

(1) Linstow (1908 p. 28) a signalé «*Echinorhynchus? taeniatus*» chez *Pterocles namaqua* (Gmel. 1789) = *Pteroclurus namaquus* (Gmel.) de Pfanne Mookane (Kalahari), mais il est vraisemblable que l'exemplaire dubitativement rapporté à cette espèce par Linstow, appartenait à *Moniliformis Kalahariensis* Ant. Meyer 1931, décrit du même hôte et de la même localité (Musée de Berlin). En tous les cas *E. taeniatus* Linstow n'est pas cité comme parasite de cet oiseau par Meyer (1933 p. 355), dans le répertoire par hôtes, des espèces parasites d'oiseaux.

Descripteur — Nom employé par le descripteur	Marval 1905 — *Echinorhynchus otidis* Miescher	Linstow 1879 — *Echinorhynchus otidis houbarae* Miescher	Marval 1902 — *Echinorhynchus segmentatus* Marval	C. Parona 1885 — *Echinorhynchus* n. sp.
Longueur du corps	25-100	88	[36-90] (1)	—
Plus grande largeur du corps	0.54-3.16	0.3	3 [2 à 4]	—
Nombre d'articles distincts	environ 52 (1)	environ 50 (1)	88 (env.) [80-110]	—
Forme des articles caractéristiques	dilatations ellipsoïdales	dilatations ellipsoïdales	trapézoïdaux	—
Longueur totale du proboscis	0.336 + 0.56	—	—	—
Plus grande largeur du proboscis	0.4	—	—	—
Crochets antérieurs	12 files longit. de 2	6 rangées	—	4 files transversales
Longueur des crochets	0.117	—	—	—
Epines	30 files longit. de 6	non vues	—	5 files transversales
Longueur des épines	0.032	—	—	—
Lemnisques	—	—	—	—
Gaine du proboscis	—	—	—	—
Testicules	—	—	—	—
Œufs	pas d'œufs	—	0.090 × 0.040	—
Hôtes	*Otis* [sensu lato ?]	*Chlamydotis undulata* (Jacquin)	*Numida ptilorhynchus* Licht.	*Numida ptilorhynchus* Licht.
Localité d'origine	Musée de Berlin	Musée de Stuttgart	Collection C. Parona	Soudan oriental (Collection C. Parona)

Observations :

Toutes les dimensions en mm.

(1) D'après Marval pl. II fig. 59.

(1) D'après Linstow pl. V, fig. 21.

(1) Les chiffres entre crochets d'après la description de Marval 1905, sous le nom de *E. taeniatus* Linstow et tirée en partie de Linstow 1901.

SOUTHWELL et MACFIE 1925 — *Empodius segmentatus* Marval	LINSTOW 1901 — *Echinorhynchus taeniatus* Linstow	KOSTYLEV 1914-15-16 *Gigantorhynchus otidis* Miescher *taeniatus* Linstow *Heteroplus otidis* Miescher	Ant. MEYER 1933 — *Empodius taeniatus* Linstow	Ant. MEYER 1933 — *Empodius otidis* Miescher (1)	R.-PH. DOLLFUS 1935 — *Mediorhynchus taeniatus* Linstow
♂ 62-74 ♀ 65-90	36–70	80–90	90–115	52–90	35–77 (1)
2 3	0.99-2.37	—	2.5–3	2.8-3	0.9–2.2
♂ 58-73 ♀ 63-88	70	50-70	♂ 57 ♀ 101 (1)	—	70–72
proglottis	trapézoïdaux	trapézoïdaux coniques (1916 p. 66)	trapézoïdaux	proglottis	trapézoïdaux
0.25 + ?	—	0.26 + 0.64	0.86	0.4 + 0.42	0.68–0.73
0.4 (partie distale) 0.74 (partie proxim.)	—	0.80	0.4	0.55	0.4–0.6
20 files longitud. de 4	3 rangs transv. de 6	12 files long. de 1 à 2 (1)	10 files long. de 2-3 (2)	9-10 files longit. de 2	12 files longitud. de 2-3
0.045 0.055	0.27	1re rangée 0.0462 2e rangée 0.0924 0.1089	—	—	1e rangée, env. 0.04-0.05 2e " " 0.07 3e " " 0.09 4e " " 0.11 5e " " 0.07-0.08
environ 40 files longitudinales de 4	non vues	30 files long. de 5–6 (11 rang. transvers.)	env. 24 files longit. de 8 (2)	env. 30 files longit. de 6–8	environ 35-42 files de 9 à 13
0.026–0.040	—	long. envir. 0.019	—	—	0.045–0.052
3-4	2.10	long. 2.8 (jusqu'à 3 fois la longueur de la gaine)	pas beaucoup plus longs que receptaculum	long. 2.25	2.7
long. 1.2	—	long. 2	—	—	1.25
2.7 à 3.8 sur 0.9 à 1.1	—	antr 2.07 × 0.4 postr 1.86 × 0.21	long. 3	—	—
0.087 × 0.050	0.078 × 0.042	0.078–0.09 × 0.04	0.1 × 0.04	0.095 × 0.05	0.087–0.092 × 0.044–0.050
Numida (sp.?)	*Numida rikwae* Reichenow	*Chlamydotis undulata macqueeni* (Gray) *Burhinus œdicnemus* (L.)	—	*Chlamydotis undulata* (Jacquin) (Kragentrappe)	*Choriotis arabs* (L.)
Transvaal, Nyasaland	Lac Rukwa	Fleuve Emba (Oural)	Musée de Berlin	Jardin zoologique de Berlin	Sahel mauritanien

(1) D'après Kostylev 1915 fig. 8, 1916 pl. VI fig. 74.

(1) D'après Meyer 1933, fig. 181.

(2) En interprètant la fig. 183, parce que Meyer compte par rangées obliques, 6 rangées de 5 pour les crochets et au moins 12 rangées de 16 pour les épines.

(1) En tenant compte seulement des données que Meyer n'a pas empruntées à Kostylev.

(1) Les dimensions indiquées dans ce tableau ne concernent pas les petits individus encore immatures, longs par exemple de 6 à 12 mm.

OBSERVATIONS SUR LA BIOLOGIE DES LARVES DE *SIMULIUM* (*MELUSINA*) DIPTÈRE

PAR

Paul VAN OYE (Gand).

Un séjour prolongé à Buzenol (province de Luxembourg), où l'Université de Gand a ouvert une station biologique temporaire, m'a permis d'examiner à différentes reprises, à l'état vivant, une très grande quantité de larves de *Simulium*.

Plusieurs auteurs se sont déjà occupés de la biologie des larves de *Simulium*.

A. Tonnoir, en 1923, a étudié la fixation du cocon, la nymphose et l'éclosion.

Enfin, en 1928 et 1930, S. L. Hora, aux Indes anglaises, étudie la vie des cours d'eau torrentiels et examine en détail la biologie des larves de *Simulium*.

Puri, dans un mémoire paru dans *Parasitology*, 1925, a examiné à fond la morphologie de ces larves. Mais malgré que beaucoup d'auteurs aient déjà attiré l'attention sur la biologie de ces larves, il y a encore de nombreux détails mal interprétés ou non élucidés. En parcourant les traités généraux, on est étonné de voir que partout encore les explications erronées des anciens auteurs, entre autres Miall, sont répétées sans tenir compte des nouvelles acquisitions, et l'on est étonné de voir combien d'erreurs sont encore admises comme des faits acquis.

Le travail de Tonnoir s'occupe avant tout de la fabrication du cocon et de la nymphose.

Dans la partie où l'auteur examine la question de la progression et de la fixation, il étudie s'il y a une ou des ventouses à la partie postérieure et en arrive à la conclusion que « la théorie des ventouses, tant postérieures qu'antérieures, doit être abandonnée ».

Après Tonnoir, Puri a décrit des muscles au disque fixateur, et à la suite de ce fait il ne partage pas la manière de voir de Tonnoir. D'un autre côté, Hora, 1928 et 1930, tout en reconnaissant l'existence des muscles décrits par Puri, en

arrive cependant à la conclusion « that the posterior appendage does not act as a sucker, and the larva fixes itself with the help of hooks and the salivary secretion alone ».

Malgré qu'à la suite de ces différentes recherches ce point semblait définitivement acquis, je me suis posé la question de savoir comment et par quel mécanisme ces larves peuvent s'attacher si efficacement. En effet, comme tous les auteurs le font remarquer, c'est surtout dans les parties les plus torrentielles du courant d'une rivière qu'on peut trouver ces larves. En observant dans la nature les larves fixées, on en vient à conclure que les explications données ne peuvent être exactes.

I. — FIXATION DE LA LARVE

Tonnoir fait la remarque que le mode de fixation des larves de *Similium* est très simple, mais il n'entre pas dans de plus amples détails.

D'après mes recherches, la fixation se fait à la suite d'une combinaison de différents mécanismes simultanés et complémentaires les uns des autres.

Pour bien comprendre le résultat final, il faut examiner l'appareil fixateur à différents stades et observer les mouvements de l'animal vivant.

Nous voyons sur une larve fixée à l'état de repos que la partie postérieure du corps de la larve porte un organe fixateur formé d'un bourrelet ayant une forme régulière. Ce bourrelet est pourvu sur tout son pourtour de rangées très régulières de crochets chitineux qui se suivent comme les dents de requins (fig. 1).

Hora et Puri décrivent ces crochets en détail (fig. 2).

En coupe le bourrelet se présente comme le montre la figure 3.

Il est à remarquer que ce bourrelet ne présente qu'une interruption à la région tournée vers la partie dorsale (fig. 4).

En mettant l'animal sur le dos, on voit à la hauteur de l'interruption deux pièces chitineuses faisant partie de l'appareil fixateur. Ces pièces forment deux forts leviers dont les bras intérieurs sont reliés par un muscle très puissant (fig. 5).

Maintenant que nous connaissons la morphologie, le fonctionnement de l'appareil fixateur peut être suivi au microscope binoculaire. Alors on observe que les leviers chitineux se meuvent de façon que le bourrelet de crochets se replie vers l'extérieur; il résulte de ce fait que le côté des leviers devient plus long; les autres côtés acquièrent une position oblique; le tout présente plus ou moins une figure à cinq côtés (fig. 4). Les crochets sont profondément ancrés dans la matière glutineuse déposée préalablement à l'endroit de fixation, comme l'a décrit Tonnoir. Plusieurs détails doivent bien être mis en lumière pour comprendre exactement le mécanisme de cet appareil fixateur.

1° Il n'y a qu'une et non deux ouvertures dans le bourrelet. Cette ouverture se trouve du côté des leviers chitineux (le X-shaped sclerite de Puri).

2° Les bras intérieurs de ces leviers sont reliés par un muscle très puissant.
3° Les crochets présentent des dents, comme le montre la figure 2.

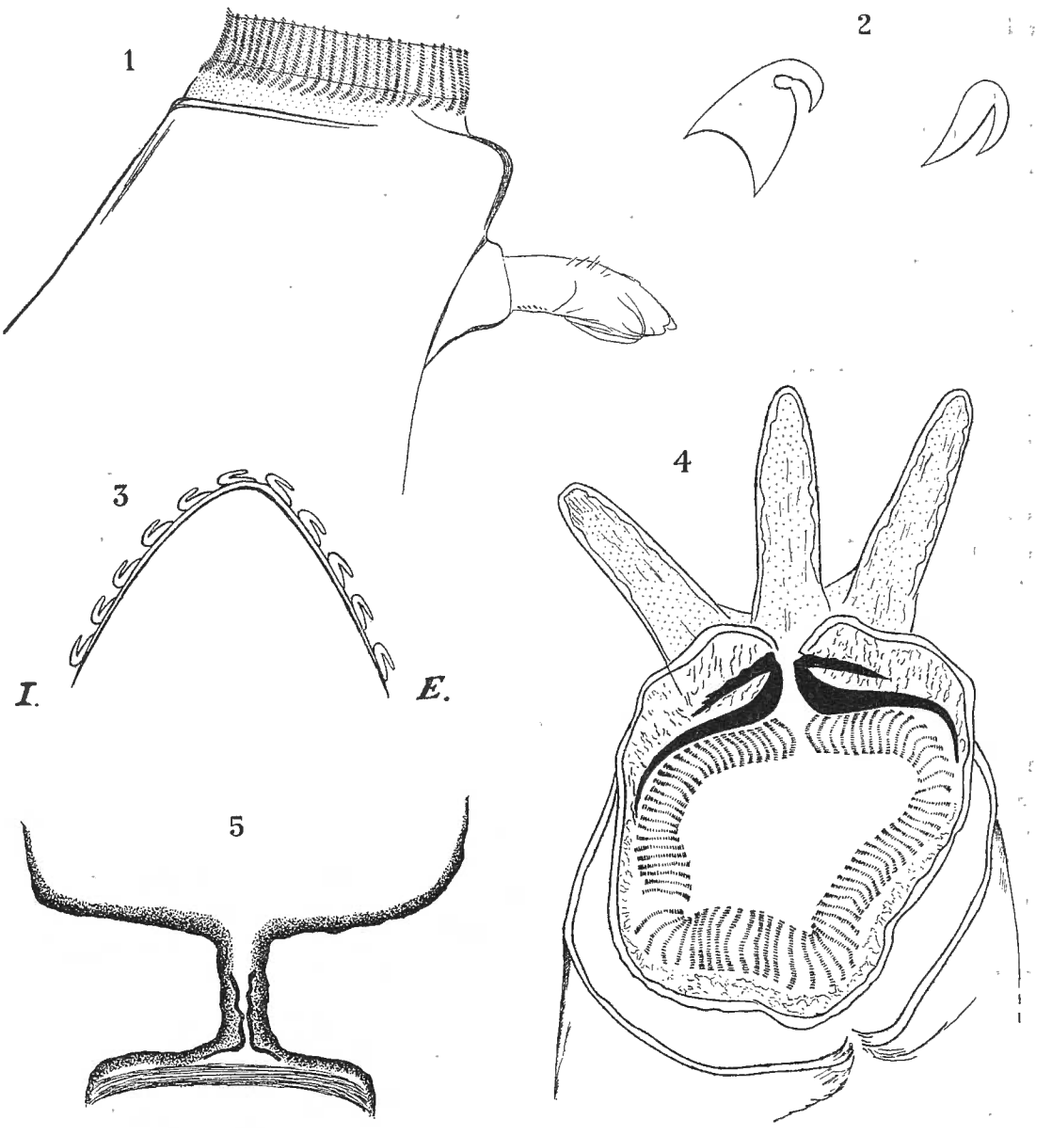


FIG. 1. — Appareil fixateur en demi-extension. — FIG. 2. — Crochets de l'appareil fixateur.
FIG. 3. — Schéma montrant la disposition des crochets. *I*=côté interne ; *E*=côté externe.
FIG. 4. — Vue d'ensemble de l'appareil fixateur, montrant l'interruption du côté dorsal.
FIG. 5. — Leviers, montrant le muscle entre les bras intérieurs, avec les dents formant charnières.

4° Il y a des muscles rétracteurs de l'appareil fixateur qui ont été bien représentés par Puri, qui les considère avec raison « in relation to the posterior sucker ».

Pendant que l'animal attache son appareil fixateur dans la masse gluante, il se présente un autre phénomène qu'aucun auteur ne semble avoir remarqué et qu'on ne peut observer que sur l'animal vivant. Les leviers sont disposés de telle façon qu'en repliant le bourrelet à crochets chitineux vers l'extérieur, ce bourrelet s'aplatit; en même temps, tout l'appareil est retiré vers le haut et il se forme un vide relatif au centre. Ce vide ne pourrait fonctionner comme ventouse dans les conditions ordinaires, parce que, comme le dit Tonnoir, « en examinant la conformation du disque postérieur (disque à crochets, P. v. O.), il est **incompréhensible** (en italiques dans le texte original, P. v. O.) qu'il puisse fonctionner comme ventouse, étant donné que ses bords sont garnis de crochets, très fins il est vrai, mais susceptibles cependant de livrer passage entre eux au fluide environnant, qui pénétrerait ainsi dans la coupe, qui est supposée se former à l'intérieur de la couronne. La dissection montre, d'ailleurs, qu'il n'existe pas de faisceaux musculaires destinés à la formation de cette coupe ». Il faut faire remarquer qu'il y a bien des faisceaux musculaires, comme Puri l'a montré.

En se repliant vers l'extérieur, le bourrelet à crochets, non seulement fait un vide relatif, mais est retiré en entier vers l'intérieur à la suite de la traction des muscles; il en résulte que les bords extérieurs de la larve dépassent maintenant le bourrelet et s'appliquent directement au substratum (fig. 6).

Il n'y a donc pas, il est vrai, de ventouse comme telle, mais quand les bords externes de l'animal sont appliqués contre l'objet sur lequel la larve est fixée, le tout fonctionne passivement comme ventouse et comme ventouse ferme. Cependant, une ventouse passive serait néfaste pour l'animal, étant donné qu'une fois qu'elle fonctionne, la larve ne pourrait l'ouvrir et l'animal ne pourrait plus changer de point d'attache. Aussi voyons-nous qu'à la même hauteur où le bourrelet à crochets présente une lacune le rebord libre extérieur du corps présente deux expansions qui suivent les mouvements des leviers chitineux de telle façon que dès que ceux-ci s'ouvrent le liquide ambiant pénètre par cette ouverture, qui forme comme un canal, et tout aussi passivement que le rebord extérieur a rempli la fonction de ventouse, cette fonction est soulevée par l'ouverture des leviers (voir. fig. 4).

Il n'y a pas d'organe comparable à une ventouse réelle, mais la disposition et le fonctionnement des différentes parties de l'extrémité caudale ont pour conséquence que cette partie du corps en combinaison avec le bourrelet à crochets fonctionne passivement comme ventouse.

Les figures qui représentent des coupes schématiques à travers le corps de l'animal font facilement comprendre le mécanisme décrit (fig. 6).

De la combinaison des manœuvres décrites il résulte que les larves de *Simulium* sont si fortement fixées, qu'aucune force ne peut les faire glisser, ce qui serait possible s'il n'y avait qu'une fixation par l'intermédiaire d'une ou de plusieurs ventouses. Les crochets attachés à la matière muqueuse la tiennent fixée

sur place. D'autre part, aucune force ne peut les arracher de cette matière, car le tout est retenu par un mécanisme faisant fonction de ventouse. Enfin, la fixation de la masse glutineuse intervient également, comme on verra plus loin.

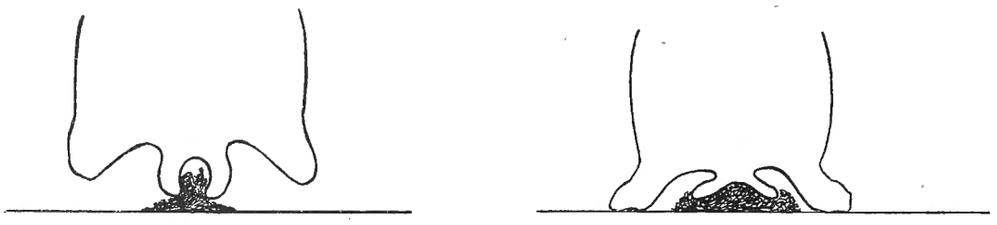


FIG. 6. — Schéma montrant le fonctionnement combiné de l'appareil fixateur et des bords externes du corps de la larve.

II. — FONCTION DE LA FAUSSE PATTE

Les larves de *Simulium* présentent à la partie antérieure, au-dessous de la bouche, une fausse patte dont le fonctionnement n'a pas encore été examiné.

Le fonctionnement de cet organe est cependant des plus simples et facile à comprendre dès qu'on connaît le comportement, très bizarre à première vue, de ces larves.

L'animal, pour se déplacer, dépose à un endroit une masse glutineuse, se plie en forme d'U, prend sa partie caudale par la bouche et l'attache à la matière glutineuse préalablement fixée au substratum.

Cette opération se fait avec une rapidité extraordinaire, compréhensible quand on réfléchit au fait que ces larves vivent dans les courants très forts et que pendant le temps, si court qu'il soit, que la partie postérieure lâche prise et est fixée à un nouvel endroit, l'animal peut être entraîné par le courant. Sans aucun doute, ceci aurait lieu, puisque pendant cet instant l'animal n'est fixé par aucune attache. Mais ici la fausse patte intervient activement. Cette fausse patte se présente à l'état d'extension terminée par un cône tronqué muni d'un appareil de crochets chitineux de même structure que le bourrelet à crochet caudal (fig. 7 et 8). Le fonctionnement est comparable, mais nullement identique à celui de la partie caudale.

D'abord il est bien plus petit et ensuite il peut être fortement retiré dans l'organe, dont les rebords fonctionnent comme une ventouse très forte.

Examinons les différents stades tels qu'ils se suivent pendant que l'animal se sert de cet organe.

A l'état d'extension (fig. 7) on voit la fausse patte terminée par une série de crochets placés en un carré plus ou moins régulier, la pointe des crochets vers l'extérieur. Par le mécanisme de muscles visibles par transparence, ces crochets sont tirés vers l'intérieur. Le tout présente une forme de cône muni de crochets. Toute la partie antérieure, à peu près 1/6e de tout l'organe, est main-

tenant tirée vers l'intérieur à l'aide d'un fort muscle latéral, également visible par transparence. La disposition de ce muscle a pour conséquence que le tout est invaginé comme un doigt de gant, de façon que les crochets viennent à l'intérieur de l'organe; les bords s'appliquent au substratum et augmentent la force de fixation en fonctionnant comme ventouse. C'est à la suite du fonctionnement des muscles rétracteurs du cône à crochets que la ventouse fonctionne. Par la propulsion du cône, l'action de la ventouse est annulée et la fausse patte lâche prise. La propulsion se fait probablement par la pression sanguine, mais ce point reste à examiner (1).

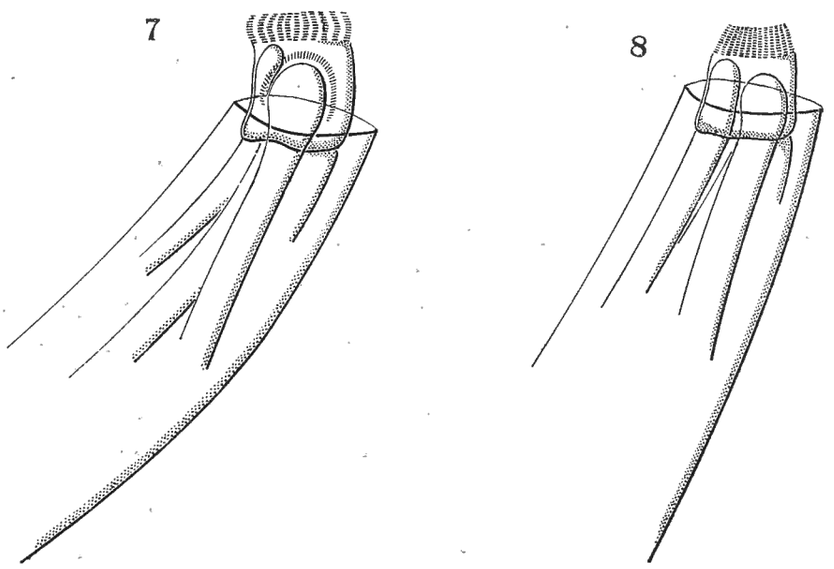


FIG. 7. — Fausse patte en extension. — FIG. 8. — Fausse patte en voie de rétraction.

III. — DEPLACEMENT DE LA LARVE

Pour se déplacer d'un endroit à un autre, la larve commence par balancer sa tête des deux côtés, tout en s'arrêtant un instant à l'extrémité de ses mouvements. Pendant cette manœuvre, elle tend différents fils formant ensemble une espèce de filet bien tendu. En observant de plus près ces mouvements, on peut voir qu'au moment de fixer un fil la fausse patte intervient. C'est en effet à l'aide de la fausse patte que le fil est attaché au substratum.

Après différents mouvements ressemblant à des mouvements de balançoire, le corps de la larve s'arrête un instant, et maintenant les pièces buccales et la fausse patte se meuvent rapidement. Après un instant on observe que la fausse

(1) Le Dr Goetgebuer a attiré mon attention sur ce point, ce dont je lui suis très reconnaissant.

patte dépose, à peu près au milieu du champ que la tête a parcouru un instant auparavant, une masse globuleuse de matière gluante. Maintenant nous pouvons comprendre le mécanisme de ce qui s'est passé. La tête avec le concours de la fausse patte a tissé un filet de façon à avoir un point fixé par différents fils. Ceci peut se faire de différentes façons; le schéma le plus simple que j'ai pu suivre est indiqué par la figure 9, où le point O est fixé de six côtés. En suivant les lettres dans l'ordre de l'alphabet, on peut se rendre compte de la façon dont le filet est tissé et comment la masse gluante déposée est réellement solidement

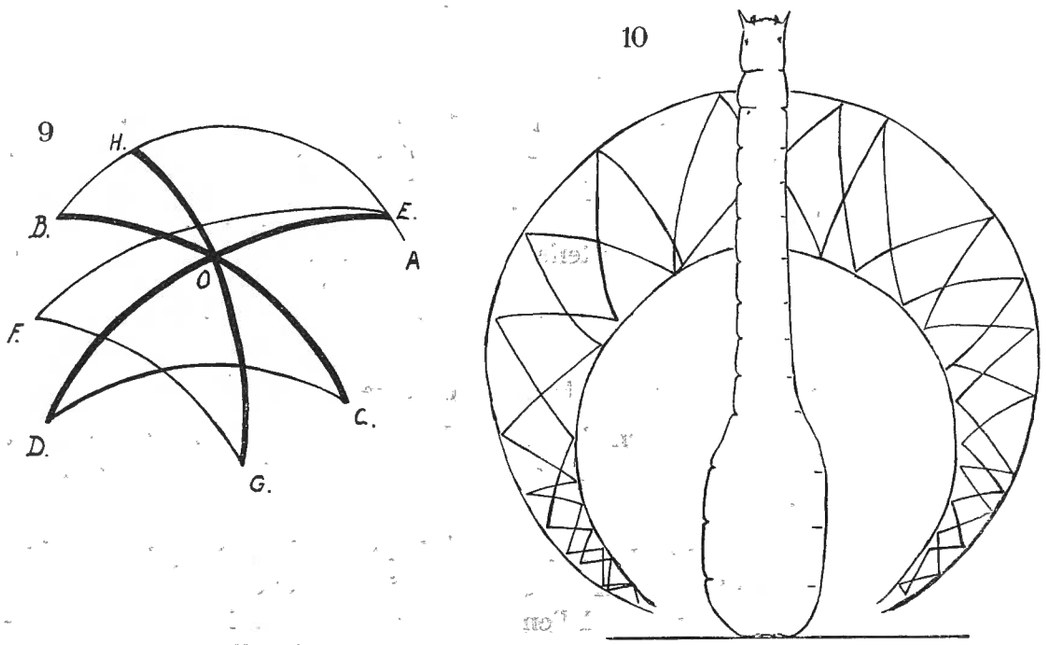


FIG. 9. — Schéma des mouvements exécutés pour fixer la masse gluante au point *0*.
FIG. 10. — Schéma des mouvements exécutés dans des conditions normales.

fixée et retenue par des fils. Quand la larve se trouve dans des conditions normales la fixation de la masse gluante est plus compliquée.

La tête présente alors des mouvements de balançoire plus grands et plus étendus, de façon à tendre des fils sur une surface en demi-cercle, plus ou moins en forme de fer à cheval. Dans ces conditions on peut observer que l'animal tisse un filet d'une façon plus compliquée et difficile à suivre et fixe la masse gluante en un endroit qui n'est pas toujours le même. Le plus souvent la masse gluante est fixée au milieu de la partie antérieure (fig. 10).

Maintenant l'animal fixe sa fausse patte en un point et, à l'aide de sa bouche, va chercher la partie caudale, qu'elle amène au même point et qu'elle y fixe par la manœuvre décrite plus haut. Comme on peut l'observer, l'animal

peut se mouvoir dans ces conditions dans toutes les directions. Quand les larves de *Simulium* avancent dans une eau calme, elles attachent deux masses de matière gluante très rapprochées; à l'une elles attachent leur pied, à l'autre leur bouche. La partie caudale s'avance lentement et prend d'abord la masse à laquelle la fausse patte est fixée qui lâche prise, ensuite la masse à laquelle la tête est fixée. De cette façon les deux points sont pris dans l'appareil fixateur caudal et l'animal est fortement fixé.

IV. — POURQUOI LA FAUSSE PATTE SE FIXE D'ABORD SOLIDEMENT A L'ENDROIT PREPARE

A un moment donné l'animal n'a pas d'attache avec le substratum, ni par la tête, ni par la partie caudale. Alors la fausse patte offre le seul point d'appui de l'animal. Cette manœuvre compliquée est nécessaire, vu que la larve est incapable de faire des mouvements très rapides à l'aide de la partie caudale. En effet, quand nous prenons une larve de telle façon que la partie caudale soit détachée du substratum et que l'animal pend à un fil comme une araignée, nous voyons que l'animal monte et descend dans le récipient, exécute des mouvements de torsion sans parvenir à rapprocher la partie caudale à la bouche, qui, elle, étant fixée au fil, ne peut se replier vers la partie caudale.

Il en résulte qu'à l'état normal, lors du déplacement, la partie caudale doit être déplacée au moyen de la bouche et que pendant ce déplacement la partie caudale n'a qu'un rôle passif.

La fausse patte s'attache temporairement à la masse gluante et présente ainsi le seul point d'appui de la larve. Elle permet ainsi à la bouche d'aller chercher la partie caudale et de la ramener à l'endroit préparé pour sa fixation. Nous pouvons maintenant comprendre pourquoi les larves de *Simulium* avancent par intervalles consécutifs de mouvements en formes d'U, de fixation et de balancements de la tête.

On peut facilement observer l'intervention de la fausse patte en détachant dans un récipient, sous le microscope, la partie caudale de l'animal du substratum et en observant comment la larve s'attache dans un milieu calme. Dans ces conditions, nous pouvons observer une progression plus simple. L'animal ne forme pas de filets de fils, mais dépose uniquement une petite masse de matière gluante par l'intermédiaire de la fausse patte, et le corps se replie. Dans ce cas, la bouche ne va nullement prendre l'extrémité caudale. Celle-ci se replie elle-même vers l'endroit où est fixée la fausse patte; le tout se passe bien plus lentement et l'on peut se rendre compte que la partie postérieure du corps n'exécute pas les mouvements avec l'agilité nécessaire pour éviter un entraînement par le courant; d'ailleurs, le point d'attache n'est pas préparé avec les mêmes soins et la même sécurité que quand la larve se déplace dans de l'eau courante.

V. — CAPTURE DES ALIMENTS

Les larves de *Simulium* se nourrissent, comme le montre un examen du contenu de l'intestin, surtout de détritus et d'algues unicellulaires, parfois d'animaux microscopiques. Tous les auteurs allemands appellent l'appareil préhensile qu'on observe à droite et à gauche de la tête, *Strudelapparat*, et leur texte prouve qu'ils considèrent cet appareil comme un organe avec lequel l'animal provoque un tourbillon dans l'eau qui lui amènerait les particules nutritives à la bouche, comme on peut l'observer chez les rotateurs, chez certains protozoaires et d'autres organismes. Steinmann est très explicite à ce sujet. Voici son texte : « Der Kopf trägt, wie fig. 88 (de Miall P. v. O.) zeigt einen mächtigen Strudelapparat in Form zweier beweglicher, mit langen s-förmig gebogenen, in eine Reihe gestellten Borsten besetzter glieder zu beiden Seiten des Kopfes, Durch sehr rasche Bewegungen erzeugt das Tier einen Wasserstrudel, der ihm die aus kleinsten Schwebeteilchen, Organismen und Detritus, bestehende Nahrung zuführt. Zur Reinigung des Strudelborsten dient der kammartige Oberkiefer, p. 121 ».

Les auteurs français ne sont pas si explicites, mais il n'y a aucun doute qu'ils attribuent aussi une fonction à cet organe telle qu'elle est décrite par Steinmann. Seguy seul s'exprime d'une façon qui n'est pas en contradiction avec le mécanisme réel, quand il dit : « elles (les larves) se nourrissent activement par les mouvements continus des complexes antenniformes ». Il faut cependant admettre que c'est par hasard que cette phrase est équivoque, car si cet auteur avait eu l'intention de rectifier la thèse généralement admise, il l'aurait certainement fait en une description expliquant clairement les faits réels et qui ne serait pas applicable en même temps à la façon erronée d'envisager les choses et généralement admise, sans être en contradiction avec la vérité.

Il est incompréhensible pourquoi des animaux fixés au milieu d'un courant d'eau très fort devraient provoquer une tourbillon pour pouvoir captiver leur nourriture. Il y a plus; il est absolument impossible que des animaux de la taille des larves de *Simulium* puissent, à l'aide d'un appareil sans grande résistance, provoquer un tourbillon dans un courant torrentiel.

Enfin, cette conclusion faite à la suite de l'observation du milieu dans lequel vit l'animal est confirmée par l'examen de l'organe en question et le fonctionnement de cet organe à l'état vivant.

En examinant l'organe, on voit qu'il se compose de deux parties : une pièce basale attachée par sa base à la tête par l'intermédiaire d'une pièce triangulaire. Le tout peut se rapprocher ou s'éloigner latéralement de la tête, aucun autre mouvement n'étant possible. La seconde partie se compose d'une série de longues soies qui s'étalent comme les pièces d'un éventail, ou se rapprochent en se repliant vers la bouche chaque fois que la pièce basale se rapproche ou s'écarte de la tête.

Ces soies sont incapables d'exécuter un mouvement rotatoire, pas plus que la pièce basale. Enfin, tout mouvement rotatoire leur serait même funeste, car les soies présentent des deux côtés de minces poils perpendiculaires qui s'accrocheraient et tout l'appareil ne pourrait plus fonctionner normalement.

La structure même de l'appareil préhensile permet donc aucun mouvement rotatoire. Voyons maintenant comment il fonctionne. Quand la partie libre de la pièce basale s'éloigne de la tête, les soies s'écartent et s'étalent comme un éventail; dans cette position, l'appareil préhensile reste immobile et l'eau du courant passe entre les soies et les petites ouvertures que laissent les poils latéraux des soies. Toute particule de détritus ou toute algue microscopique qui se trouve sur le trajet de l'appareil préhensile est arrêtée. Tout objet dépassant les dimensions convenables fait replier légèrement l'éventail de soies et passe sans être retenu. Par des mouvements très rapides plus ou moins réguliers et alternatifs, les éventails sont repliés vers la tête. Ces mouvements se font toujours, même quand l'animal se trouve dans une eau absolument tranquille. Les soies sont repliées et introduites dans la bouche entre les mandibules, qui présentent aussi une structure typique et spéciale (fig. 11).

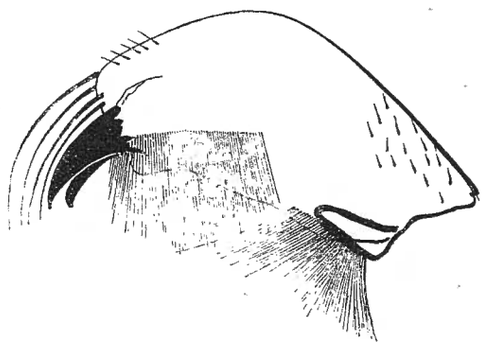


FIG. 11. — Mandibules d'une larve de *Simulium*.

Les mandibules présentent plusieurs séries de poils et de crochets, de façon que les organes en éventail lors de la rétraction sont nettoyés par ces organes. Les particules qui y étaient arrêtées sont retenues dans la bouche, mâchées et avalées.

Il est à remarquer que les larves se fixent toujours de façon que la face ventrale soit tournée vers le courant.

Institut biogéographique de l'Université de Gand.

LITTERATURE

BECKER, R., Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfe der Dipteren-Larven. (*Zoöl. Jahrb.*, 29, 1910.)

HORA, S. L., Animal Life in Torrential Streams. (*Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, XXXII, 1928, p. 111.)

— Ecology, Bionomies and Evolution of the Torrential Fauna, with special Reference to the Organs of Attachment. (*Philos. Transact. roy. Soc. Lond.*, series B, vol. 218, 1930, p. 171.)

HUBAULT, E., Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles, 1927.

KARNY, H., Biologie der Wasserinsekten. *Ein Lehr- und Nachschlagebuch über die wichtigsten Ergebnisse der Hydro-Entomologie.* (Wien, 1934.)

LAMPERT, K., Das Leben der Binnengewässer. (*Dritte Aufl.*, 1925.)

MIALL, L. C., The Natural History of Aquatic Insects, London, 1922.

NEEDHAM, J. G., Aquatic Insects (dans *Ward and Whipple Fresh-water Biology*. New-York, 1918.)

PURI, I. M., On the Life-history and structure of the early Stages of *Simuliidae* (*Dipera Nematocera*). (*Parasitology*, XVII, 1925, p. 295.)

SÉGUY, E., Description d'un nouveau *Simulium* et synopsis des espèces méditerranéennes. (*Eos Revist. Espan. de Entomologia*, I, 1925, pp. 231-238.)

STEINMANN, P., Die Tierwelt der Gebirgsbäche eine faunistisch-biologische Studie. (*Ann. biol. lac.*, II, 1908, p. 30.)

— Praktikum der Süsswasserbiologie. *Die Organismen des fliessenden Wassers.* (Berlin, 1915.)

TONNOIR, A., Note sur la biologie des larves de *Simulium* (*Diptera*). (*Ann. biol. lac.*, XI, 1923, pp. 163-172.)

ULMER, G., Unserer Wasserinsekten. Leipzig. 1911.

NOTES ŒCOLOGIQUES SUR QUELQUES MOLLUSQUES D'EAU DOUCE DU KATANGA (CONGO BELGE)

PAR

L. VAN DEN BERGHE (Anvers).

L'éthologie — cette branche de la Zoologie que P. Pelseneer vient de remettre brillamment en honneur dans son remarquable *Essai d'Éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques* — a rénové nos connaissances parasitologiques. C'est par l'étude du comportement dans la nature de certains Invertébrés, que bien souvent la cause et le mode de transmission des maladies parasitaires infectieuses furent découverts et que, partant, le nombre de maladies dites climatiques diminua singulièrement. L'étude de l'éthologie des Mollusques, hôtes intermédiaires des Schistosomes, est devenue très importante en parasitologie humaine et animale. Cependant, la plupart des auteurs qui ont étudié ce parasitisme n'envisagent que les moyens de destruction des Mollusques par des substances toxiques ou des prédateurs. Pour l'Afrique centrale en particulier, rien n'était connu de la biologie des Mollusques d'eau douce, hormis un chapitre de l'ouvrage considérable de Henry A. Pilsbry et J. Bequaert : *The Aquatic Mollusks of the Belgian Congo*, qui traite de l'œcologie et de la répartition géographique. Dans un mémoire sur les *Schistosomiases humaines et animales au Katanga*, paru en 1934, j'ai publié une courte étude de la biologie de certains Mollusques d'eau douce, telle qu'elle apparaissait dans la nature et dans les élevages effectués au laboratoire. Je réunis aujourd'hui quantités d'autres observations sur le même sujet qui eussent inutilement encombré un travail d'ensemble. Dans un premier paragraphe, je donnerai la liste des espèces récoltées au Katanga et les circonstances de leur capture. La détermination spécifique a été effectuée au Musée d'Histoire naturelle de l'Université de Harvard (Cambridge U. S. A.), avec la précieuse collaboration de J. Bequaert. Dans un deuxième paragraphe, je grouperai les différents faits que j'ai observés dans mes élevages de *Planorbis*, de *Physopsis* et de *Bulinus* au laboratoire d'Élisabethville.

I. — MOLLUSQUES RECOLTES AU KATANGA

GASTROPODA

I. — Euthyneura — Pulmonata — Basommatophora.

Fam. LYMNAEIDAE : **Lymnaea natalensis undussumae** (E. v. MARTENS)

1 Rivière Lubumbashi, à Élisabethville — près des bords ombragés, en association avec *Planorbis adowensis* et *Physopsis africana globosa* — pontes sur pierres. Février et octobre 1933.

2. Ruisseau derrière la cité indigène — large de 20 centimètres environ et profond de 5 centimètres, envahi par les hautes herbes — en association avec *Pl. adowensis*. Novembre, décembre 1932; février, avril, mai, octobre 1933.

3. Rivière Kafubu — sur les détritus végétaux près des bords, où le courant est faible — même association qu'au 1.
Novembre 1932, octobre 1933 (en mars 1933 dans les alentours inondés).

4. Ruisseau Kasimba, près d'Élisabethville — habitat analogue à 2 — association avec *Ph. africana globosa*, *Pl. ruppellii Katangae* et *Pl. costulatus*. Mêmes dates qu'en 3.

5. Canaux d'irrigation dépendant du ruisseau Kasimba. Mêmes habitat, association et dates qu'en 4.

6. Rivière Lufira, près de Jadotville — même localisation qu'en 3, associé à *Pl. adowensis* — pontes sur coquilles. Janvier et avril 1933.

7. Mare bordant la route d'Utabushia (Kafubu) — en communication directe avec la Kafubu, après les grosses pluies de novembre — dans les parties ombragées, en association avec *Lanistes neavei*, *Pl. adowensis* et *Ph. africana globosa*. Décembre 1932; janvier, février, mars, avril, mai, octobre 1933.

8 Fossés de la route de Kanda-Kanda à Bibanga (Lomami) — habitat analogue à 2 — association avec *Pl. adowensis*. Juin 1933.

9. Mare à Mutombo Katchi (Lomami) — habitat analogue à 7 — mêmes association et date qu'en 8.

10 Fossés de la route de Minga à Lukafu — habitat analogue à 8 — association avec *Lanistes procerus langi* et *Pl. adowensis*. Février et octobre 1933.

11. Étangs de Kalulu — envahis de roseaux et peu profonds — association avec *Lanistes procerus langi*, *Pl. adowensis* et *Ph. africana globosa*. Mêmes dates qu'en 10.

12. Lac Tshangalele — lac peu profond à papyrus, fond constitué par un feutrage épais de débris végétaux — association avec *Lanistes ellipticus* et *Pl. adowensis*. Mêmes dates qu'en 6.

13. Lac Kisale — habitat analogue à 12 — association avec *Pyrgophysa forskalii*, *Lanistes procerus*, *Segmentina angusta*, *Planorbis gibbonsi*, *Pila ovata*, *Pl. adowensis* et *Ph. africana*. Juillet 1933.

14. Fleuve Lualaba à Ankoro — près des bords herbeux — association avec *Ph. africana globosa*. Août 1933.

15. Marais de Kabalo — en communication avec le Lualaba — association avec *Pila ovata*, *Pyrgophysa forskalii* et *Lanistes procerus langi*. Août 1933.

16. Rivière Kalemie, à Albertville — petite rivière serpentant entre les plantations du camp militaire, près des bords herbeux — association avec *Bulinus coulboisi*, *Pyrgophysa wahlbergi* et *Ph. africana globosa*. Août 1933.

17. Marais au pied de la falaise d'Albertville, le long du lac Tanganyika — eaux calmes, peu profondes, envahies d'herbes — association avec *Pl. sudanicus tanganykanus* et *Pila ovata*. Août 1933.

18. Naissance de la Luvua, à Pweto (lac Moëro), mêmes habitat et association qu'en 1. Septembre 1933.

19. Bords marécageux du lac Moëro, au pied de la falaise de Lukonzolwa — habitat analogue à 17 — associé avec *Ph. africana globosa*. Septembre 1933.

20 Lac Moëro, à Kilwa, mêmes habitat et association qu'en 14. Septembre 1933.

Fam. PLANORBIDAE : **Planorbis adowensis** (BOURGUIGNAT)

1. Idem que pour *L. natalensis*, pontes sur les coquilles.
2. Idem que pour *L. natalensis*.
3. Idem que pour *L. natalensis*.
4. Canaux d'irrigation de l'école de la Kafubu — en saison sèche filet d'eau à cours rapide dans une tranchée artificielle, souvent profonde de 1 mètre et large seulement de 30 centimètres à la base — gîte pur à *Planorbis adowensis*; dès les premières pluies la tranchée est remplie jusqu'au bord par une eau torrentueuse où il devient impossible de recueillir un seul Mollusque. Novembre 1932, octobre 1933.
5. Canaux d'irrigation, à Kapolowe, près de Jadotville — régime plus régulier qu'en 4 — ici aussi gîte pur à *Planorbis*. Janvier et avril 1933.
6. Rivière Lufira, près de Jadotville; idem que pour *L. natalensis*.
7. Idem que pour *L. natalensis*.
8. Idem que pour *L. natalensis*.
9. Idem que pour *L. natalensis*.
10. Idem que pour *L. natalensis*.
11. Idem que pour *L. natalensis*
12. Idem que pour *L. natalensis*.
13. Idem que pour *L. natalensis*.
14. Idem que pour *L. natalensis* en 18.

Planorbis sudanicus tanganykanus (BOURGUIGNAT)

1. Embouchure de la Kalemie, dans le lac Tanganyika — sur les bords — probablement en association avec *Bulinus coulboisi*, *Pyrgophysa wahlbergi* et *Ph. africana globosa*, que l'on retrouve en amont. Août 1933.
2. Marais au pied de la falaise d'Albertville, le long du lac Tanganyika — en communication récente avec l'embouchure de la Kalemie — association avec *L. natalensis* et *Pila ovata*. Août 1933.
3. Bord du lac Tangannyika, à Moba, nombreuses coquilles vides sur le sable de la plage. Août 1933.
4. Canaux d'irrigation, à Baudouinville — peu profonds, léger courant, débit d'eau constant toute l'année, très ombragé par de grands arbres; sur les débris végétaux; pontes sur les feuilles tombées — gîte pur analogue à ceux signalés en 14 et 15 pour *Pl. adowensis*. Août 1933.

Planorbis ruppellii Katangae (HAAS)

Dans le ruisseau Kasimba, près d'Élisabethville, et les canaux d'irrigation qui en dépendent, association avec *L. natalensis*, *Ph. africana* et *Pl.* (*Gyraulus*) *costulatus*. Novembre 1932, octobre 1933.

Planorbis (Gyraulus) costulatus (KRAUSS)

Mêmes localisation et date que *Planorbis ruppellii Katangae*.

Planorbis (Gyraulus) Gibbonsi (NELSON)

Bords du lac Kisale, à Kikondja, en association avec *Pyrgophysa* (*Bulinus*) *forskalii*, *Lanistes procerus*, *Segmentina angusta*, *Pila ovata* et *Pl. adowensis*. Juillet 1933.

Segmentina angusta (« E. v. MARTENS » JICKELI)

Des centaines d'exemplaires sur les tiges des papyrus au milieu du lac Kisale, à quelques centimètres au-dessus du niveau de l'eau; jusqu'ici un seul spécimen de cette espèce avait été récolté par J. Bequaert, à Kikondja, sur les bords du même lac. Juillet 1933.

Bulinus coulboisi (BOURGUIGNAT)

Rivière Grande Kalemie, à Albertville, à hauteur du camp militaire — un seul exemplaire — association avec *Pyrgophysa wahlbergi* et *Ph. africana;* première localisation de ce Mollusque au Congo belge.

Pyrgophysa (Bulinus) forskalii (EHRENBERG)

1. Petit ruisseau descendant des monts Kundelungus, près de Katofio (route d'Élisabethville à Kasenga) — eau avec aspect laiteux, chargée de kaolin colloïdal; une dizaine d'exemplaires à demi enfouis dans la vase du fond — gîte pur. Mars 1933.
2. Sources de la Luano — mare dont les bords sont exploités comme mine de sable — je ne sais s'il faut rapprocher le facteur « silice » commun à ces deux localisations (voir ci-dessus); ce gîte ne contenait, à l'époque, que des coquilles vides. Avril 1933.
3. Rives du lac Kisale, à Kisondja et à Kadia, association avec *Lanistes procerus*, *Segmentina angusta*, *Pl. gibbonsi*, *Pila ovata*, *Pl. adowensis* et *Ph. africana*. Juillet 1933.
4. Bords du fleuve Lualaba et marais adjacent, à Kabalo, association avec *Pila ovata* et *L. procerus*. Août 1933.

Pyrgophysa (Bulinus) wahlbergi (KRAUSS)

Espèce très voisine de *forskalii*, décrite en Afrique du Sud et reconnue pour la première fois au Congo belge, dans les Grande et Petite Kalemie, près d'Albertville, à hauteur du camp militaire (endroit décrit plus haut); association avec *Bulinus coulboisi* et *Ph. africana globosa*. Août 1933.

Physopsis africana globosa (MORELET)

1. Idem que pour *L. natalensis* et *Pl. adowensis*.
2. Idem que pour *L. natalensis* et *Pl. adowensis* en 3.
3. Idem que pour *L. natalensis* en 4.
4. Idem que pour *L. natalensis* et *Pl. adowensis* en 7.
5. Idem que pour *L. natalensis* et *Pl. adowensis* en 11.
6. Fleuve Lualaba, à Bukama — dans une crique peu profonde, sur débris végétaux — sans autres Mollusques. Juillet 1933.
7. Idem que pour *L. natalensis* et *Pl. adowensis* en 13.
8. Idem que pour *L. natalensis* en 14.
9. Idem que pour *L. natalensis* en 16.
10. Rivière Luvunzo, à Kisabi (Hauts Marungus) — sur les bords ombragés — sans autres Mollusques Septembre 1933.
11. Idem que pour *L. natalensis* en 18.
12. Idem que pour *L. natalensis* en 19.
13. Idem que pour *L. natalensis* en 20.
14. Fleuve Luapula, à Tchibambo — très abondants sur les expansions marécageuses du fleuve, en eau peu pronfonde et calme — gîte apparemment pur. Avril 1933.
15. Fleuve Luapula, à Kasenga — dans deux criques au pied de la falaise, sur le fond. — association avec *Lanistes procerus magnus*. Avril et septembre 1933.
16. Ruisseau Kimilolo, affluent de la Kafubu, près d'Élisabethville — dans une petite collection d'eau, entre les racines d'un arbre de la galerie forestière — 3 spécimens et pontes sur feuilles mortes. Décembre 1932.

Fam. ANCYLIDAE : **Burnupia Kimiloloensis** (PILSBRY et BEQUAERT)

Ruisseau Kimilolo — décrit ci-dessus — sous feuilles de nymphéas. Décembre 1932.

II. — Streptoneura — Pectini branchiata — Taenioglossa.

Fam. AMPULLARIIDAE : **Pila ovata** (OLIVIER)

1. Lac Kisale, à Kikondja, et autour de l'île de Kadia, tous les exemplaires recueillis appartiennent à cette espèce. L'existence de *P. ovata* au lac Kisale, qui était considérée par Pilsbry et Bequaert comme douteuse (p. 181 de leur livre), est donc certaine. Juillet 1933.
2. Marais de Kabalo; idem que pour *L. natalensis* en 15.
3. Lac Tanganyika, à Albertville, près de l'embouchure de la Kalemie, dans le lac. Août 1933.
4. Lac Tanganyika, à l'embouchure de la Lukuga, dans le lac. Août 1933.
5. Lac Tanganyika, à Udjiji, sur la rive orientale. Août 1933.
6. Lac Moëro, dans la baie de Kilwa; première indication de l'existence de *P. ovata* dans le lac Moëro. Septembre 1933.

Lanistes neavei (MELVILL et STAUDEN)

Mare le long de la route d'Utabushia (Kafubu — idem que pour *L. natalensis* en 7 — espèce décrite en Rhodésie du Nord, reconnue pour la première fois au Congo belge. Mars 1933.

Lanistes (Meladomus) procerus langi (E. v. MARTENS)

1. Lac Kisale; idem que pour *L. natalensis* en 13.
2. Lualaba, à Kabalo; idem que pour *L. natalensis* en 15.
3. Rivière Munama, à 15 kilomètres d'Élisabethville — petite rivière à cours lent, sur la vase, le long des rives — première découverte de cette espèce au Haut Katanga, en association avec *Viviparus unicolor*. Décembre 1932.
4. Étangs de Kalulu — idem que pour *L. natalensis* en 11 — localisation nouvelle pour cette espèce. Février et octobre 1933.
5. Rivière Grande Kalemie, à Albertville — près de l'embouchure, dans le lac Tanganyika — en association avec *Pila ovata*, localisation nouvelle pour cette espèce. Août 1933.

Lanistes (Meladomus) procerus magnus (FURTADO)

Fleuve Luapala, à Kasenga, en association avec *Ph. africana*. Septembre 1933.

Lanistes (Meladomus) ovum (PETERS)

Lac Moëro, dans la baie de Kilwa — très abondants — en association avec *Pila ovata* (un seul exemplaire). Septembre 1933.

Lanistes (Meladomus ellipticus (E. v. MARTENS)

1. Lac Tshangalele — vaste étendue d'eau peu profonde, envahie par les papyrus — localisation nouvelle pour cette espèce; association avec *Cleopatra nsendweensis*, *Pl. adowensis* et *L. natalensis*. Janvier et avril 1933.
2. Ruisseau Kimilolo, affluent de la Kafubu, près d'Élisabethville — eau limpide, proche de sources tièdes, concrétions calcaires sur les bords, sous une galerie forestière très dense — très nombreux exemplaires associés à *Ph. africana globosa*, *Bulimus* (*Gabbia*), *Kisalensis* et *Lobogenes michaelis*. Novembre 1932; janvier, février, mars, avril, mai, octobre 1933.

Fam. VIVIPARIDAE : **Viviparus crawshayi** (E. A. SMITH)

1. Lac Moëro, à Pweto — innombrables coquilles vides ramassées sur la plage de sable, ou obtenues par dragage des fonds — la faune malacologique si caractéristique du lac Moëro a été profondément modifiée; je doute fort que l'espèce *V. crawshayi*, et bien d'autres d'ailleurs, existent

encore à l'état vivant. Le niveau du lac baisse graduellement, la Luvua creusant de plus en plus ses rapides entre Pweto et Kiambi. Dans l'avenir, le Moëro ne sera plus qu'une vaste expansion marécageuse du fleuve Luapula, comme le Kisale en est une pour le Lualaba. Septembre 1933.

2. Lac Moëro, à Kilwa, coquilles vides.

Viviparus mweruensis (E. A. Smith)

Lac Moëro, à Pweto — coquilles vides sur la plage et sur les fonds — même remarque que ci-dessus.

Viviparus mweruensis pagodiformis (E. A. Smith)

Mêmes localisation et circonstances que pour *V. mweruensis* et *crawshayi*.

Viviparus unicolor (Olivier)

Rivière Munama, à 15 kilomètres d'Élisabethville, en association avec *Lanistes procerus langi*, première découverte de cette espèce au Haut-Katanga. Décembre 1932.

Fam. AMNICOLIDAE : **Bulimus (Gabbia) Kisalensis**

Rivière Kimilolo — déjà décrite pour *Lanistes ellipticus* — sous les feuilles de nymphéas. Novembre 1932; janvier, février, mars, avril, mai, octobre 1933.

Lobogenes michaelis (Pilsbry et Bequaert)

Mêmes localisation, fixation et dates que pour *Bulimus Kisalensis*.

Fam. MELANIIDAE : **Melanoides crawshayi** (E. A. Smith)

1. Lac Moëro, à Pweto, coquilles vides sur la plage, quelques exemplaires vivants. Septembre 1933
2. Lac Moëro, à Kilwa. Septembre 1933.

Melanoides mweruensis (E. A. Smith)

1. Lac Moëro, à Lukonzolwa. Septembre 1933.
2. Lac Moëro, à Pweto. Septembre 1933.

Melanoides recticosta (E. A. Smith)

Rivière Luiswishi, près d'Élisabethville, sur la route de Kasenga — cours rapide, très ombragée — espèce d'Angola signalée pour la première fois au Congo belge. Avril 1933.

Potadoma n. sp.

Quatre spécimens récoltés dans un marais entre les roseaux, au confluent des rivières Kisanga et Kafubu, près d'Élisabethville.

Cleopatra Johnstoni (E. A. Smith)

1. Lac Moëro et Luvua, à Pweto; nombreuses coquilles vides sur la plage. Septembre 1933.
2. Lac Moëro, à Kilwa. Septembre 1933.

Cleopatra mweruensis (E. A. Smith)

Lac Moëro, à Kilwa; une seule coquille vide.

Cleopatra nsendweensis (DUPUIS et PUTZEYS)

Lac Tshangalele — lac à papyrus déjà décrit, nouvelle localisation de cette espèce — association avec *Lanistes ellipticus*, *Pl. adowensis* et *L. natalensis*. Janvier 1933.

Edgaria nassa (WOODWARD)

Lac Tanganyika, à Albertville; innombrables coquilles sur la plage de sable. Août 1933.

PELECYPODA

II. — Prionodesmacea — Naiadacea.

Fam. UNIONIDAE : **Parreysia mweruensis** (E. A. SMITH)

Lac Moëro, à Pweto et à Lukonzolwa; nombreuses coquilles vides sur la plage. Septembre 1933.

Grandidieria smithi (BOURGUIGNAT)

Lac Tanganyika, à Albertville; nombreuses valves détachées sur la plage de sable. Août 1933.

Pseudavicula johnstoni (E. A. SMITH)

Lac Moëro, à Pweto; nombreuses coquilles vides sur la plage. Septembre 1933.

Caelatura n. sp. ?

Lac Moëro, à Pweto; 1 spécimen.

Fam. MUTELIDAE : **Mutela** n. sp. ?

Lac Moëro, à Pweto; 1 spécimen.

*
* *

Pour l'éthologie des Mollusques du Katanga, les récoltes des espèces caractéristiques des lacs Tanganyika et Moëro ne sont d'aucune utilité. La plupart des coquilles étaient vides, rejetées sur la plage, et le dragage des fonds ne pouvait se faire que près du bord, par des moyens de fortune (bidon d'essence dont le fond était percé de trous). Pour les autres Mollusques nous pouvons tirer quelques conclusions :

1° La faune malacologique du Congo belge est extrêmement pauvre en espèces, et en un endroit déterminé il est rare de trouver un grand nombre de Mollusques. Les eaux tropicales, riches en acides humiques, sont fort peu chargées de calcaire. Ce fait explique la grande fréquence des corrosions de la coquille, qui déciment la faune et qui dans mes élevages aussi provoquaient souvent des désastres.

2° La répartition géographique est relativement uniforme. Nombre d'espèces sont pratiquement ubiquitaires. Mon enquête démontre même que certaines espèces telles que *Bulinus Coulboisi*, *Pyrgophysa forskalii* et *wahlberghi*, *Pila*

ovata, Lanistes neavi et *Procerus langi*, etc. ont une répartition plus large qu'on le croyait. Pour chacune de ces espèces je n'ai récolté qu'un nombre très restreint de spécimens.

Aussi ne suis-je pas loin de croire que la difficulté de les découvrir est souvent la cause du petit nombre de gîtes qu'on leur reconnaît.

3° Les habitats ne semblent guère très spécifiques. Les *Limnaea, Physopsis, Planorbis, Bulinus* ... s'accommodent bien de toute collection permanente d'eau, mare, rivière ou lac, pourvu que le courant ne soit pas trop vif, que l'eau soit légèrement ombragée, riche en plantes aquatiques ou en détritus et microorganismes végétaux.

4° La découverte de quelques gîtes purs (deux pour *Pyrgophysa forskalii*, deux pour *Planorbis adowensis*, un pour *Planorbis sudanicus tanganykanus*, un pour *Physopsis africana globosa*) nous permet cependant d'établir que les Planorbes exigent une eau plus aérée que les *Physopsis* et les *Limnées*, par exemple, et semblent, d'autre part, mieux s'adapter aux eaux vives. Les gîtes purs à Planorbes étaient constitués par de petits canaux d'irrigation à courant rapide. Par ailleurs, il me semble impossible de trouver des Planorbes dans des mares dépourvues d'une abondante végétation d'algues ou de Characées, par exemple. *Physopsis* et *Limnaea*, par contre, peuvent vivre dans des eaux stagnantes moins aérées.

5° Les variations diurnes de la température sont très sensibles dans le Haut-Katanga, surtout pendant la saison sèche. La température maximale absolue y est de 37° en septembre, la température minimale absolue de 4° en juillet, et la température moyenne annuelle de 17°5. Ces fortes variations de température ne semblent cependant point exercer d'influence sur la vie des Mollusques, en particulier sur la ponte. C'est ainsi que j'ai récolté au Haut-Katanga des pontes de *Physopsis* aux mois de novembre, janvier, avril, mai et août.

6° La pluie, qui dans les régions tropicales différencie les saisons mieux que ne le fait la température, influence aussi profondément la vie des Mollusques d'eau douce. La saison des pluies s'étend au Katanga du mois de novembre au mois d'avril. Aux premières pluies, les ruisseaux se transforment en torrents, les rivières sortent de leur lit. Le courant entraîne et détruit de nombreux Mollusques, tandis que l'innondation répartit les survivants sur de grandes étendues. La saison sèche, qui occupe les autres six mois de l'année, commence au mois de mai. Les eaux, en se retirant, abandonnent de nombreux Mollusques, qui se dessèchent et meurent. A la fin de la saison, quantité de mares et de petites rivières sont complètement desséchées et leur faune décimée. Les grandes collections d'eau se sont réduites par évaporation et les Mollusques s'y sont concentrés en grand nombre. J'ai pu ainsi déterminer qu'au Katanga c'était à la fin de la saison sèche que les Schistosomiases se transmettaient le plus facilement.

7° La dispersion active des Mollusques par leurs mouvements propres n'est guère évidente. Elle est par ailleurs difficile à démontrer. La dispersion se fait le plus souvent de façon passive. Les Mollusques sont entraînés par le courant des rivières et par les innondations. Les embarcations et les bois flottants favorisent aussi le transport des Mollusques à de grandes distances. On a souvent invoqué le rôle des Oiseaux dans la dispersion des Mollusques aquatiques. Je n'ai pas relevé un seul fait qui puisse appuyer cette opinion.

8° La destruction naturelle des Mollusques d'eau douce doit se faire surtout par les oiseaux aquatiques. J'ai retrouvé des débris de coquilles dans l'estomac de presque tous les Oiseaux aquatiques que j'ai examinés. J'ai déjà signalé ici la corrosion de la coquille par des acides humiques de l'eau, qui détruit tant de Mollusques. Dans mon mémoire sur les *Schistosomiases du Katanga*, j'ai émis, à la suite d'autres auteurs, l'opinion suivant laquelle cette corrosion purement chimique serait précédée d'une attaque du periostracum par un microorganisme et j'ai relaté les insuccès que j'ai essuyés à découvrir celui-ci. Ailleurs j'ai relaté l'endoparasitisme destructeur des pontes de *Physopsis* et de *Planorbis* d'élevage par un Ciliate holotriche *Glaucoma paedophtora* n. sp., mais je n'ai jamais rencontré ce parasitisme dans la nature. Enfin, s'il n'est pas rare de découvrir des Mollusques contenant jusqu'à trois espèces différentes de Cercaires de Trématodes, rien ne permet d'affirmer que ces parasitismes provoquent la mort prématurée de leurs hôtes. J'ai constaté en tous cas que ces Mollusques continuent de pondre en aquarium pendant plusieurs mois.

II. — ELEVAGES DE MOLLUSQUES

Ces observations portent surtout sur les pontes et le développement des jeunes Mollusques appartenant aux quatre espèces suivantes : *Lymnaea natalensis*, *Pyrgophysa* (*Bulinus*) *forskalii*, *Planorbis adowensis* et *Physopsis globosa* (fig. 1). Le but principal de ces élevages était d'obtenir, en vue d'une infestation expérimentale, des Mollusques indemnes de toute infection par des miracidia d'autres Trématodes que les Schistosomes. Les exemplaires adultes récoltés dans la nature étaient répartis en lots de deux ou trois dans de petits aquariums de verre contenant environ 2 litres d'eau bouillie. Cette eau devait être renouvelée tous les jours et agitée pendant dix minutes. Des feuilles de chou bouillies constituaient une alimentation rigoureusement stérile.

1. Lymnaea natalensis undussumae.

Cette espèce se révéla extrêmement fragile dans les conditions d'élevage imposées. Malgré des centaines d'essais, la longévité moyenne des exemplaires a été de deux mois. Pendant ce laps de temps, et quelle que fût la saison, la ponte ne se produisait qu'exceptionnellement. Seule une Limnée put être con-

servée en vie pendant dix mois. Elle produisit en huit mois 30 pontes, espacées assez régulièrement du 9 janvier 1933 au 7 avril 1933 et du 9 mai 1933 au 25 septembre 1933, soit avec un repos d'un mois d'avril à mai. La ponte des Limnées est translucide et blanche, de forme allongée; elle mesure environ 16 mm. en longueur et 3 mm. en largeur et contient 28 œufs en moyenne. Les jeunes Limnées écloses de ces pontes moururent après deux à trois semaines.

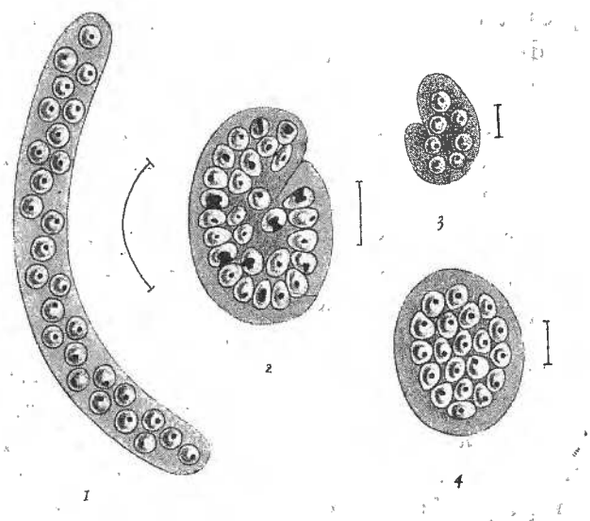


FIG. 1. — Pontes de Mollusques : 1. *Limnaea natalensis undussumae ;* 2. *Physopsis africana globosa ;* 3. *Pyrgophysa (Bulinus) forskalii ;* 4. *Planorbis adowensis.*

2. Pyrgophysa (Bulinus) forskalii.

Pour cette espèce, mes observations ne portent que sur dix spécimens maintenus en vie de mars à juin 1933. Pendant ces quatre mois, des pontes furent émises sans que j'aie pu déterminer un rythme bien net. Ces pontes sont petites, réniformes, longues de $3^{mm}5$ et larges de $2^{mm}5$ environ. Elles sont constituées par une masse gélatineuse translucide de couleur jaunâtre. Elles ne se composent que de 7 œufs en moyenne. Les jeunes *Bulinus* provenant de ces pontes ne vécurent que quelques jours.

3. Planorbis adowensis.

L'élevage de cette espèce ne présenta guère de difficultés. Seuls certains lots présentaient des corrosions de la coquille qui après quelques mois entraînaient la disparition presque complète de celle-ci et la mort des Mollusques. La ponte est continue tout le long de l'année (du 8 janvier au 13 octobre). La moyenne du nombre de pontes émises par une Planorbe est de 34 en six mois. Les exemplaires infectés expérimentalement avec des miracidia de *Schistosoma mansoni* émettaient en moyenne 39 pontes dans le même laps de temps. La ponte des *Planorbis* a la forme d'un disque aplati et ovalaire, de couleur jaunâtre; elle mesure 6 mm. de long sur 4 mm. de large environ et contient en moyenne 20 œufs. L'éclosion des jeunes Planorbes avait lieu entre le huitième et le douzième jour après les pontes. Les jeunes Mollusques possèdent une coquille mince et transparente de deux tours de spire. La figure 2 montre une photographie, grossie trois fois, de *Planorbis adowensis* âgés de quinze jours, un mois et demi, deux mois, trois mois, quatre mois et six mois. Les organes sexuels

ne semblent pas se développer avant quatre mois. A six mois les Mollusques ont atteint la maturité sexuelle et commencent à pondre. De jeunes Planorbes placés dès leur éclosion dans un volume de 10 litres d'eau (soit cinq fois plus considérable) atteignirent la maturité sexuelle après cinq mois d'âge.

4. Physopsis africana globosa.

Les exemplaires adultes de cette espèce se montrèrent extrêmement résistants en élevage. Les jeunes Mollusques provenant des pontes étaient au contraire très fragiles; ils ne vivaient guère au delà du troisième mois, soit avant leur maturité sexuelle. Les pontes sont réniformes, comme celles de *Pyrgophysa forskalii*, mais nettement plus grandes; elles mesurent près de 8 mm. de longueur sur 5 mm. de largeur. Chacune d'elles contient 25 œufs en moyenne. Le nombre de pontes produites en dix mois par divers *Physopsis* n'émettant pas de Cercaires a été respectivement des 48, 59, 64 et 67 pontes. Par contre, un *Physopsis* qui émettait des Cercaires leptocerques produisit 80 pontes, tandis qu'un autre spécimen qui avait été infecté par des miracidia de *Schistosoma haematobium* émit 105 pontes. Un seul *Physopsis* peut donc, en près d'un an, donner naissance à près de 2,500 descendants. La ponte chez *Physopsis* semble, elle aussi, continue. Elle se fait toutefois par poussées de cinq à six pontes, suivies de repos de 8 à 10 jours, le plus long repos que j'aie noté étant de 30 jours. La ponte semble s'effectuer au début de la journée, peut-être même la nuit, et à la fin de journée; rarement entre 10 et 16 heures.

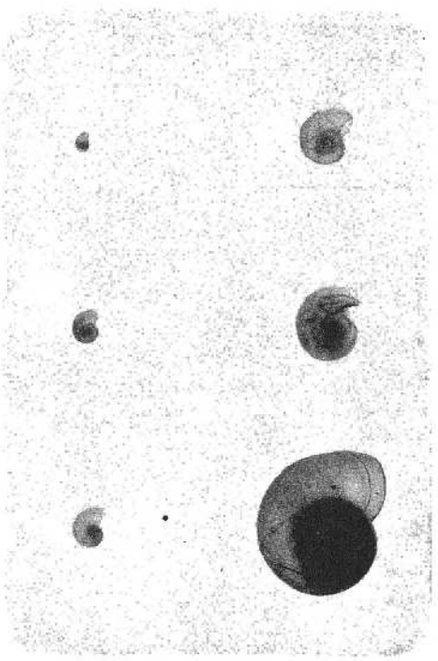


FIG. 2. — Photographie (grossissement ×3) de *Planorbis adowensis* d'élevage, âgés de quinze jours, un mois et demi, deux mois, trois mois, quatre mois et six mois.

*
* *

Les conditions très artificielles où j'ai placé les Mollusques en élevage ne m'autorisent pas à tirer des conclusions générales de ces observations. Les renseignements obtenus au sujet de la périodicité et du nombre de pontes gardent cependant leur valeur. La prolificité des Mollusques explique le repeuplement rapide de zones où presque tous les Mollusques avaient été détruits par des substances chimiques utilisées dans la prophylaxie des Schistosomiases. Enfin, il

est intéressant d'observer que l'infection par des larves de Trématodes ne semble inhiber aucune des fonctions vitales des *Planorbis* et *Physopsis*, hôtes intermédiaires normaux au Katanga des *Schistosoma mansoni* et *haematobium*. La ponte même paraît plutôt stimulée chez les Mollusques qui émettent des Cercaires.

Institut de Médecine tropicale Prince Léopold.

BIBLIOGRAPHIE

HENRY, A., PILSBRY and J. BEQUAERT (1927), The aquatic Mollusks of the Belgian Congo, with a Geographical and Ecological account of Congo Malacology. (*Bull. of the American Museum of Nat. History.*)

VAN DEN BERGHE, L. (1934), De Schistosomiasis in de provincie Katanga (Belgisch Congo). (*Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde*, jaar 78, nr 25, pp. 2971-2979.)

— (1934), Les Schistosomiases humaines et animales au Katanga (Congo belge). (*Ann. de la Soc. belge de Méd. trop.*, t. XIV, n° 3.)

— (1934), Sur un Ciliate parasite de pontes de Mollusques d'eau douce *Glaucoma paedophtora* n. sp. (*C. R. Soc. Biol.*, t. 115, p. 1423.)

L'ANCIENNETÉ ET LA RÉGRESSION DU GENRE *HOMARUS*

PAR

Victor VAN STRAELEN (Bruxelles).

I. — IDENTITE DE HOPLOPARIA ET DE HOMARUS

L'existence d'Astacoures fossiles est reconnue depuis les temps héroïques de la paléontologie. Provenant de nombreux horizons géologiques, ils ont été décrits et figurés, ou simplement cités, sous des noms divers, dont il serait sans intérêt de faire ici l'énumération; ils ont été dénommés parfois *Astacolites*, finalement *Astacus*. Un certain nombre de ces formes fossiles ont en commun une évidente affinité avec ce que les naturalistes du début du XIX^{e} siècle appelaient *Astacus*, c'est-à-dire avec des représentants des familles des *Nephropsidae*, des *Astacidae* et des *Parastacidae*.

F. Mac Coy (1), en 1849, créa le genre *Hoploparia* pour un crustacé du Cénomanien de Lyme Regis, connu jusqu'alors sous le nom d'*Astacus longimanus* G. B. Sowerby (2). Après en avoir établi la diagnose, l'auteur signale que le nouveau genre rappelle *Homarus*, mais s'en distingue par : 1° ce qu'il appelle des joues (« cheeks ») — c'est ainsi que F. Mac Coy désigne les régions antécervicales de la carapace subcylindrique — formant fourreau, fortement carénées et spinuleuses; 2° le rostre à bords à peu près lisses; 3° la faible longueur du sillon cervical sur les flancs; 4° le sillon en forme de λ situé en avant et de chaque côté du sillon cervical; 5° les dimensions de l' « écaille antennaire ».

Les figures qui accompagnent la définition sont aussi défectueuses que celle-ci. Cependant, en les rapprochant, on peut voir que les caractères de la carapace sont ceux du genre *Homarus*, tel qu'il est défini par H. Milne-Edwards. C'est la présence d'épines sous-orbitaires qui retint surtout l'attention

(1) Mac Coy, F., *On the Classification of some British fossil Crustacea with notices of new forms*. (Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 2, vol. 4, 1849, pp. 175 et 176.)

(2) Sowerby, G. B., *Description of a new Species of Astacus found in a fossil state at Lyme Regis, in Dorsetshire*. (Zool. Journal, vol. 2, 1826, pp. 493-494, pl. 12, fig. 1 et 2.)

de F. Mac Coy et qui l'incita à créer la dénomination générique *Hoploparia* (= les joues épineuses). Cet élément morphologique, d'ailleurs d'importance très secondaire, se retrouve chez les espèces actuelles de *Homarus*, ainsi que chez les genres vivants ou fossiles, *Nephrops* Leach, *Nephropsis* Wood-Mason, *Thaumastocheles* Wood-Mason, *Phoberus* A. Milne-Edwards.

J. E. V. Boas (1), le premier, émit des doutes sur la validité du genre *Hoploparia* et conclut que :

1° Parmi les espèces attribuées à ce genre, il en est, tel *H. gammaroides* Mac Coy, de l'Argile de Londres (Yprésien), qui se placent dans le genre *Homarus*, tandis que *H. sulcirostris* (2) Bell, du Gault de Folkestone (Albien), est très voisin de *Nephrops norvegicus* (Linné);

2° Le genre *Hoploparia* ne peut pas être maintenu.

Peu de temps après, P. Pelseneer (3) eut l'occasion d'étudier un Astacoure renfermé dans un rognon de silex, qui provenait de la Craie brune de Ciply (Sénonien supérieur) et présentant encore des fractions de l'appareil branchial conservées par silicification. P. Pelseneer le dénomma *Homarus muncki*. Dans ce crustacé, qui fait partie des collections du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, les quatre podobranchies correspondant aux quatre premières paires de thoracopodes sont visibles; la cinquième podobranchie manque. Des deux podobranchies antérieures, correspondant à la deuxième et à la troisième paire de maxillipèdes, il subsiste encore des vestiges.

A la suite de cette découverte, le Décapode de la Craie brune de Ciply fut placé dans le genre *Homarus* et le transfert dans ce genre de la plupart des espèces d'*Hoploparia* fut envisagé. La seule différence, retenue par P. Pelseneer, entre *Homarus* et *Hoploparia* est que chez ce dernier le rostre n'est pas nettement denticulé. Ce caractère pris isolément n'a, d'ailleurs, point de valeur dans la distinction générique des *Nephropsidae*. De plus, chaque fois qu'il est possible d'examiner un nombre suffisamment élevé d'individus appartenant aux diverses espèces de ces genres, on constate que la présence ou l'absence de ces épines rostrales ne sont pas liées aux autres caractères permettant une définition.

---

(1) BOAS, J. E. V., *Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold.* (K. DANSKE VIDENSK. SELSK. SKR., NAT. MATH. AFD. (6), 1, 1880, p. 154.)

(2) *Hoploparia sulcirostris* Bell est à placer en synonymie avec *Hoploparia longimanus*. Cf. H. WOODS, *A Monograph of the fossil macrurous Crustacea of England.* (PALAEONTOGRAPHICAL SOC., 1931, p. 91.)

(3) PELSENEER, P., *Notice sur un Crustacé de la Craie brune des environs de Mons.* (BULL. MUS. ROY. HIST. NAT. BELG., vol. 4, 1885, pp. 37-46, 3 fig.)

PELSENEER, P., *Notice sur un Crustacé des Sables verts de Grandpré.* (BULL. MUS. ROY. HIST. NAT. BELG., vol. 4, 1885, pp. 47-59, 4 fig.)

C. Spence Bate (1) considère *Hoploparia*, et plus particulièrement *H. belli* F. Dixon (2), comme très voisin de *Nephropsis* Wood-Mason et pouvant même en être l'ancêtre direct. Mais c'est une erreur, car *Nephropsis*, genre actuel de mer profonde, n'a pas de scaphocérites, tandis que *H. belli* en possède, comme d'ailleurs tous les restes attribués à *Hoploparia*, où le scaphocérite est conservé.

Malgré les arguments tirés des caractères extérieurs et mis en lumière par J. E. V. Boas et P. Pelseneer, indépendamment l'un de l'autre, et malgré l'argument fourni par l'examen des branchies et invoqué par P. Pelseneer, les paléontologistes continuèrent, durant plusieurs dizaines d'années et jusqu'en 1930, à placer dans le genre de Mac Coy presque tous les *Nephropsidae* fossiles. C'est alors que mon excellent confrère Henry Woods, de Cambridge, plaça dans le genre *Homarus* quelques formes crétaciques et cénozoïques d'Angleterre, rapportées jusqu'alors à *Hoploparia*, entre autres *Hoploparia longimanus*, le génotype de *Hoploparia* Mac Coy, qui devient ainsi synonyme de *Homarus* H. Milne-Edwards. H. Woods voulut bien, à ce moment, me demander mon opinion et la mentionner dans son ouvrage (3).

Il ne faut cependant pas conclure que tous les crustacés attribués au genre *Hoploparia* sont des Homards.

II. — ANCIENNETE DU GENRE HOMARUS

1. Espèces mésozoïques.

Si nous écartons les restes rencontrés dans les formations pléistocènes et pliocènes de l'Angleterre et du Canada, et attribués selon le pays où s'est faite la trouvaille, soit à *Homarus vulgaris* H. M. Edw. (4), soit à *H. americanus* H. M. Edw. (5), nous constatons que la présence du genre *Homarus* a déjà été reconnue dans plusieurs niveaux géologiques.

Suivant l'ordre d'ancienneté dans la littérature et l'ordre d'ancienneté géologique, il convient de citer en premier lieu le naturaliste J.-B. Robineau-

---

(1) BATE, C. SPENCE, *Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-1876.* (SCIENTIFIC RESULTS OF THE VOYAGE OF H. M. S. CHALLENGER. ZOOLOGY, vol. XXIV, 1888, p. 177.)

(2) *H. belli* F. Dixon, de l'Argile de Londres, est à placer en synonymie avec *H. gammaroides* Mac Coy. (Cf. H. WOODS, *loc. cit.*, p. 93.)

(3) WOODS, *loc. cit.*, p. 87.

(4) BELL, A., *A Synopsis of the Crustacea and Echinodermata of the Upper Tertiaries.* (ANN. REP. YORKSHIRE PHILOS. SOC. (1896), 1897, p. 3.)

BELL, A., *Notes on the later tertiary Invertebrata.* (ANN. REP. YORKSHIRE PHILOS. SOC. (1920), 1921, p. 7.)

(5) CHALMERS, R., *Rapport préliminaire sur la Géologie superficielle du Nouveau Brunswick.* (COMMISSION GÉOL. ET D'HIST. NAT. CANADA, nouv. sér., vol. 1, 1885, p. 44.)

Desvoidy (1), qui décrivit de nombreux représentants du genre *Homarus*, provenant du Néocomien de Saint-Sauveur-en-Puisaye.

J.-B. Robineau-Desvoidy est connu par ses travaux entomologiques. Sa contribution à l'étude des crustacés fossiles offre, à côté de qualités remarquables pour l'époque de sa conception, une particularité : il n'y a guère d'auteurs qui aient décrit les débris du même animal sous un aussi grand nombre de noms différents. Le *Nephropsidae* de ce gisement doit à présent, conformément aux règles de la nomenclature, être dénommé *Homarus edwardsi* Robineau-Desvoidy.

Les espèces suivantes sont à placer en synonymie avec cette espèce :

H. blainvillei Rob.-Desv., fragments de propodites;
H. lamarcki Rob.-Desv., fragments de dactylopodites;
H. latreillei Rob.-Desv., fragment postérieur du céphalothorax et débris de propodites et de dactylopodites;
H. guerini Rob.-Desv., fragments de propodites et de dactylopodites;
H. cottaldi Rob.-Desv., pince droite à peu près complète;
H. michelini Rob.-Desv., extrémités distales de propodites;
H. cuvieri Rob.-Desv., fragments de propodites et de dactylopodites;
H. d'orbignyi Rob.-Desv., fragments de propodites et de dactylopodites;
H. sowerbyi Rob.-Desv., fragments de la portion distale du propodite et du dactylopodite;
H. lucasi Rob.-Desv., fragment distal de pince.

Enfin, le céphalothorax décrit par J.-B. Robineau-Desvoidy sous le nom de *Palaeno roemeri* Rob.-Desv., vient également s'ajouter à cette liste de synonymes.

D'autre part, le même auteur décrit sous les noms de *Homarus bosci, H. herbsti, H. linnei, H. fabricii* des débris dont les parties identifiables montrent qu'ils sont étrangers au genre *Homarus*.

Du point de vue paléobiologique, le gisement néocomien de la Touraine apparaissait avec un caractère exceptionnel. En effet, les *Nephropsidae* ne constituent jamais de peuplements renfermant côte à côte plusieurs espèces d'un même genre. Aujourd'hui, on ne rencontre qu'un très petit nombre de formes dans une même localité et le plus souvent même on en trouve une seule. C'est d'ailleurs le cas pour les gisements géologiques bien explorés. Celui de Saint-Sauveur-en-Puisaye perd, comme on le voit, son apparence exceptionnelle.

L'appellation *Homarus senonensis* Forir (2) a été employée pour désigner un crustacé du Sénonien du Limbourg néerlandais, connu seulement par ses

---

(1) ROBINEAU-DESVOIDY, J.-B., *Mémoire sur les Crustacés du terrain Néocomien de Saint-Sauveur-en-Puisaye.* (ANN. SOC. ENTOM. FRANCE, sér. 2, vol. 7, 1849, pp. 95-141, pl. 4 et 5.)

(2) FORIR, H., *Contribution à l'étude du système crétacé de la Belgique.* (ANN. SOC. GÉOL. BELG., vol. 14, 1887, p. 160, pl. 7, fig. 2.)

deux pinces antérieures. Celles-ci ne présentent pas l'hétérochélie caractéristique du genre; d'autre part, le rapport des longueurs du dactylopodite et de la portion digitée du propodite avec la longueur du propodos écarte nettement cette espèce du genre *Homarus*. Il est très difficile de pouvoir établir une identification sur les pinces seulement.

En dehors de *Homarus edwardsi* Robineau-Desvoidy, il ne subsiste que les espèces attribuées à ce genre par P. Pelseneer, soit :

Homarus benedeni Pelseneer, de l'Albien des Ardennes françaises;
H. bredai (Bosquet), du Sénonien de Westphalie et du Maestrichtien du Limbourg;
H. muncki Pelseneer, du Sénonien du Hainaut;
H. bosqueti Pelseneer, du Maestrichtien du Limbourg.

Enfin, H. Woods [1] place dans le genre *Homarus* un crustacé, *Hoploparia longimanus* (Sowerby), représenté par de nombreux restes dans l'Aptien, l'Albien et le Cénomanien de l'Angleterre méridionale.

Parmi les nombreux crustacés crétaciques décrits sous le nom de *Hoploparia*, il y en a encore un certain nombre dont l'attribution à *Homarus*, selon moi, ne fait aucun doute. Ce sont :

Homarus aspera (Harbort), du Valanginien supérieur de Schaumburg-Lippe [2];
H. dentatus (F. A. Roemer), du Hauterivien de l'Allemagne du Nord et de la Suisse [3];
H. biserialis (Frič), du Turonien de Bohême [4];
H. fraasi (J. Böhm), du Sénonien de la Haute-Bavière [5];
H. calcarifer (Schlüter), du Sénonien de Westphalie [6];
H. tennesseensis (Rathbun), du Sénonien de Tennessee [7].

Quelques autres espèces, décrites sous le nom de *Hoploparia*, appartiennent vraisemblablement en majorité au genre *Homarus*. Basées sur des débris trop

---

[1] Woods, H., *loc. cit.*, p. 90.

[2] Harbort, E., *Die Fauna der Schaumburg-Lippe'schen Kreidemulde.* (Abhandl. d. Königl. preuss. Geol. Landesanst., N. F., Heft 45, 1905, p. 17, pl. 2, fig. 5, 6.)

[3] Roemer, F. A., *Die Versteinerungen des norddeutschen Kreidegebirges.* Hannover, 1841, p. 106, pl. 16, fig. 24.

Stolley, E., *Ueber einige Krebsreste aus schweizerischem und norddeutschem Neokom.* (Eclogae geolog. helvet., vol. 18, 1924, p. 416, pl. 13, fig. 2-13, fig. dans le texte 1.)

[4] Frič, A., *in* Frič, A. & Kafka, J., *Die Crustaceen der böhmischen Kreideformation.* Prag, 1887, p. 35, pl. 3, fig. 5, pl. 5, fig. 1, 2, 2*b*, 4, fig. dans le texte 56.

[5] Böhm, J., *Die Kreidebildungen des Fürbergs und Sulzbergs bei Siegsdorf in Oberbayern.* (Palaeontogr., vol. 38, 1891, p. 41, pl. 1, fig. 1.)

[6] Schlüter, Cl., *Neue und weniger gekannte Kreide- und Tertiärkrebse des nördlichen Deutschlands.* (Zeitschr. d. deutschen Geol. Ges., vol. 31, 1879, p. 595, pl. 17, fig. 1.)

[7] Rathbun, M. J., *in* Wade, B., *The fauna of the Ripley formation.* (U. S. Geol. Survey, Prof. paper n° 137, 1926, p. 186, pl. 64, 65, fig. 1, 3, 6.)

imparfaits, elles ne peuvent être l'objet d'une diagnose suffisamment précise. Ce sont :

Homarus dentonensis (Rathbun), du Crétacé inférieur du Texas (1);
H. tarrantensis (Rathbun), du Crétacé inférieur du Texas (2);
H. triboleti (Borissiak), du Néocomien de la Crimée (3);
H. schlüteri (Tribolet), du Cénomanien de Westphalie (4);
H. falcifer (Frič), du Turonien de la Bohême (5);
H. macnairyensis (Rathbun), du Sénonien de Tennessee (6);
H. gabbi (Pilsbry), du Crétacé supérieur du Maryland (7);
H. gladiator (Pilsbry), du Crétacé supérieur du Maryland (8);
H. benetti (H. Woodward), du Crétacé supérieur du Canada (9);
H. georgeana (Rathbun), du Crétacé supérieur du Maryland (10);
H. blossomana (Rathbun), du Crétacé supérieur du Texas (11).

Sous l'appellation *Hoploparia browni* Whitfield (12), on désigne un crustacé

---

(1) RATHBUN, M. J., *Fossil crustacea of Atlantic and Gulf coastal plain.* (GEOL. SOC. OF AMERICA, Special paper n° 2, 1935, p. 26, pl. 2, fig. 7-13.)

(2) RATHBUN, M. J., *Ibidem*, p. 27, pl. 6, fig. 20.

(3) BORISSIAK, A., *Sur les restes de Crustacés dans les dépôts du Crétacé inférieur de la Crimée.* (BULL. COMM. GÉOL. SAINT-PÉTERSBOURG, 1904, vol. 23, p. 412, pl. 13, fig. 1.)

(4) SCHLÜTER, C., *Die macruren Decapoden der Senon- und Cenomanbildungen Westfalens.* (ZEITSCHR. DEUTSCHEN GEOL. GES., 1862, vol. 14, p. 722, pl. 13, fig. 2 [H. Saxbyi].)

TRIBOLET, M. DE, *Description des Crustacés du terrain néocomien du Jura neuchâtelois et vaudois.* (BULL. SOC. GÉOL. FRANCE, sér. 3, vol. 2, 1874, p. 357, note 3.)

(5) FRIČ, A., *in* FRIČ, A. et KAFKA, J., *Die Crust. d. böhm. Kreideform.* Prag, 1887, p. 37, pl. 5, fig. 3, 3*b*, 4*a*, 5.

(6) RATHBUN, M. J., *in* WADE, B., *The Fauna of the Ripley formation.* (U. S. GEOL. SURVEY, Prof. paper n° 137, 1926, p. 187, pl. 65, fig. 2, 4, 5, 7, 8.)

(7) PILSBRY, H. A., *Crustacea of the Cretaceous Formation of New Jersey.* (PROC. ACAD. NAT. SCI. PHILADELPHIA, 1901, vol. 53, p. 115, pl. 1, fig. 11-14.)

PILSBRY, H. A., *Systematic Paleontology of the upper Cretaceous deposits of Maryland, Arthropoda.* (MARYLAND GEOL. SURVEY, Upper Cret., 1916, p. 361, pl. 10, fig. 1-4, 8, 9.)

(8) PILSBRY, H. A., *Ibidem*, p. 116, pl. 1, fig. 15 et 16.
PILSBRY, H. A., *Ibidem*, p. 362, pl. 10, fig. 6.

(9) WOODWARD, H., *Further Notes on podophthalmous Crustacea from the Upper Cretaceous formation of British Columbia.* (GEOL. MAGAZ., 1900, N. S., Déc. 4, vol. 7, p. 433.)

RATHBUN, M. J., *The fossil stalkeyed Crustacea of the Pacific slope of North America.* (SMITHS. INST. U. S. NAT. MUS., 1926, Bull. 138, p. 129.)

(10) RATHBUN, M. J., *Fossil Crustacea of Atlantic and Gulf Coastal plain.* (GEOL. SOC. OF AMERICA, 1935, Special paper n° 2, p. 25, pl. 9, fig. 9-12.)

(11) RATHBUN, M. J., *Ibidem*, pp. 26-27, pl. 6, fig. 1-6.

(12) WHITFIELD, R. P., *Notice of an American species of the genus Hoploparia Mc Coy from the Cretaceous of Montana.* (BULL. AMER. MUS. NAT. HIST., 1907, vol. 23, p. 459, pl. 36.)

du Crétacé supérieur de Montana. Si les figures publiées par l'auteur sont exactes, on se trouve en présence d'un genre nouveau et n'appartenant pas à la famille des *Nephropsidae*. Il peut donc également être écarté.

Hoploparia nephropiformis Schlüter (1) et *H. sulcicauda* Schlüter (2), tous deux du Sénonien de l'Allemagne septentrionale, appartiennent au genre *Nephrops* Leach.

Ainsi qu'il a été dit plus haut, l'attribution générique précise de *Homarus senonensis* Forir n'est pas possible. Il en est de même pour les crustacés décrits sous les noms de *Hoploparia* (?) *suecica* Schlüter, du Danien de Scandinavie (3); *Hoploparia* (?) *antarctica* Wilckens, du Crétacé supérieur de la Patagonie méridionale (4).

Enfin, quelques crustacés crétaciques rapportés également jusqu'à présent au genre de Mac Coy doivent être placés ailleurs que dans le genre *Homarus* :

Hoploparia mesembria R. Etheridge (5), du Crétacé inférieur du Queensland, qui appartient en réalité au genre *Enoploclytia* Mac Coy, c'est-à-dire non pas à la famille des *Nephropsidae* Stebbing, mais à celle des *Erymaidae* Van Straelen, famille de la tribu des *Paranephropsidea* Beurlen, connue seulement de l'ère mésozoïque;

Hoploparia westoni H. Woodward (6), du Sénonien de l'Alberta, qui appartient aussi au genre *Enoploclytia* ou à un genre voisin.

Ces deux formes sont donc sans intérêt pour le but poursuivi ici (7).

---

(1) SCHLÜTER, C., *Neue und weniger gekannte Kreide- und Tertiärkrebse des nördlichen Deutschlands*. (ZEITSCHR. D. DEUTSCHEN GEOL. GES., vol. 31, 1879, p. 591, pl. 16, fig. 2.)

(2) SCHLÜTER, C., *Ibidem*, p. 593, pl. 16, fig. 1.

(3) SCHLÜTER, C., *Ueber einige jurassische Crustaceentypen in der oberen Kreide*. (VERH. NATURHIST. VER. D. PREUSS. RHEINL. U. WESTFALENS, vol. 31, 1874, p. 52, pl. 3, fig. 6.)

(4) WILCKENS, O., *Die Lamellibranchiaten, Gastropoden, etc. der oberen Kreide Südpatagoniens*. (BER. NATURFORSCH. GES. FREIBURG I. BREISGAU, vol. 15, 1907, p. 108, pl. 3, fig. 5.)

(5) ETHERIDGE, R. Junr., *Description of Some Queenslands Paleozoic and Mesozoic Fossils*. 1. *Queensland lower Cretaceous Crustacea*. (GEOL. SURVEY OF QUEENSLAND, Publ. nr 260, 1917, p. 7, pl. 1, fig. 5.)

(6) WOODWARD, H., *Further Notes on podophthalmous Crustacea from the Upper Cretaceous formation of British Columbia*. (GEOL. MAGAZ., 1900, Déc. 4, vol. 7, p. 433, pl. 17.)

(7) Le Crétacé supérieur de Bohême a fourni un *Nephropsidae*, décrit sous le nom de *Schlüteria tetracheles* Frič (in FRIČ, A. & KAFKA, J., *loc. cit.*, p. 33, pl. 6, fig. 1-7; pl. 7, fig. 1-3, fig. dans le texte 53 à 55). Jamais il n'a été trouvé d'individus entiers de ce crustacé. A. Frič en a exécuté une reconstitution partielle, qui retient l'attention par les caractères des pinces terminales de la première et de la seconde paire de

2. Espèces cénozoïques.

Malgré la facilité de fossilisation des *Nephropsidae*, on n'en a recueilli qu'un très petit nombre dans les dépôts d'âge cénozoïque. Le fait est d'autant plus remarquable que la faune carcinologique de cette ère est déjà connue de manière satisfaisante. Le nombre des espèces de *Nephropsidae* ne dépasse pas 2 % de l'ensemble des Crustacés décapodes cénozoïques décrits. Cette proportion n'est pas sans analogie avec ce qu'il est possible d'observer dans la faune carcinologique actuelle.

Les *Nephropsidae* cénozoïques connus jusqu'à présent ont été décrits, soit comme *Homarus*, soit comme *Hoploparia*. Ces derniers doivent être tous compris dans le genre actuel, dans la mesure où leur état de conservation permet de le décider.

L'attribution de *Hoploparia gammaroides* Mac Coy, forme de l'Argile de Londres, au genre *Homarus* a été démontrée, comme on l'a vu plus haut, par J. E. V. Boas et ensuite par H. Woods (1). Le Décapode décrit sous le nom de *Hoploparia corneti* Van Straelen (2), provenant de l'Yprésien supérieur du Hainaut, est à transférer sans réserve dans le genre *Homarus*. Il en est de même de *Hoploparia groenlandica* Ravn (3), de l'Yprésien du Groenland, espèce très voisine de *Homarus gammaroides* (Mac Coy), ainsi que de *Hoploparia johnsoni* Rathbun (4), de l'Éocène inférieur de l'Alabama.

Hoploparia klebsi Noetling (5), du Lattorfien (Oligocène inférieur) du Samland, doit prendre place dans le genre *Homarus*. Connue par de nombreux

---

péréiopodes, notamment de la seconde qui n'a pas d'analogue dans les crustacés décapodes connus. L'exactitude de cette reconstitution a parfois été mise en doute.

Grâce à M. JAN KOLIHA, directeur de la Section géologique du Musée national de Tchéco-Slovaquie, à Prague, — à qui j'adresse ici l'expression de ma reconnaissance — j'ai reçu communication des matériaux originaux de A. Frič. Il m'a été permis ainsi de confirmer la plus grande partie des observations sur *Schlueteria* d'A. Frič, et aussi de déterminer la position systématique précise de ce crustacé. La disposition des sillons du céphalothorax nécessite le classement de *Schlueteria* dans la famille des *Erymaidae* Van Straelen, où, comme A. Frič l'avait pressenti, il se range à côté du genre *Enoploclytia* Mac Coy, dont il se distingue surtout par les caractères de la seconde paire de péréiopodes.

(1) WOODS, H., *loc. cit.*, p. 93.

(2) STRAELEN, V. VAN, *Hoploparia corneti, Crustacé décapode nouveau de l'Yprésien supérieur de Cuesmes*. (BULL. SOC. BELGE DE GÉOL., vol. 30 (1920), 1921, p. 136, pl. 1, fig. 1, fig. dans le texte.)

(3) RAVN, J. P. J., *The Tertiary Fauna at Kap Dalton (Grönland)*. (MEDDELELSER ON GROENLAND, vol. 29, 1903, p. 115, pl. 4, fig. 1 & 2.)

(4) RATHBUN,, M. J., *Fossil Crustacea of Atlantic and Gulf coastal plain*. (GEOL. SOC. OF AMERICA, Special paper n° 2, 1935, p. 63, pl. 14, fig. 1-6.)

(5) NOETLING, F., *Die Fauna des Samländischen Tertiärs*. (ABHANDL. Z. GEOL. SPEZIALKARTE V. PREUSSEN, vol. 6, Heft 3, 1 Teil, 1885, p. 166, pl. 7, fig. 1-4, pl. 8, pl. 9, fig. 1.)

restes comprenant des carapaces et des appendices, cette espèce est très voisine de *Homarus percyi* P. J. Van Beneden, par les caractères des pinces, et lui est peut-être identique. Seule la découverte de la carapace de ce dernier crustacé permettra de trancher s'il y a vraiment identité entre le homard de l'Oligocène inférieur et celui de l'Oligocène moyen du Nord-Ouest de l'Europe.

Homarus percyi P. J. Van Beneden (1), du Rupélien supérieur de la Basse-Belgique, présente dans ses parties connues tous les caractères du genre *Homarus*. Il faut sans doute rapporter *Homarus lehmanni* Haas (2), du Rupélien du Holstein, à l'espèce précédente. Les différences entre les éléments morphologiques comparables provenant de ces spécimens rupéliens et ceux appartenant aux deux espèces actuelles sont insaisissables. La découverte de restes plus importants de la forme oligocène fournira peut-être la preuve de son identité avec une au moins des espèces actuelles.

Sous le nom de *Hoploparia* sp., des restes attribuables sans hésitation à *Homarus* sp. ont aussi été recueillis dans le Rupélien du Taunus (3).

Enfin, l'appellation *Hoploparia eocaenica* Loerenthey (4) est donnée à un crustacé des Marnes à Bryozoaires (Bartonien supérieur) de Hongrie. Aucun caractère discernable ne permet de rattacher les débris ainsi désignés à un *Nephropsidae*.

Au Cénozoïque, on connaît donc les représentants suivants du genre *Homarus* :

ÉOCÈNE INFÉRIEUR. Yprésien.
Homarus gammaroides (Mac Coy), Angleterre;
Homarus corneti Van Straelen, Belgique;
Homarus groenlandicus (Ravn), Groenland.
ÉOCÈNE MOYEN.
Homarus johnsoni (Rathbun), Alabama.
OLIGOCÈNE INFÉRIEUR. Lattorfien.
Homarus klebsi (Noetling), Prusse orientale.
OLIGOCÈNE MOYEN. Rupélien.
Homarus percyi P. J. Van Beneden, Belgique;
Homarus sp., Allemagne.

---

(1) BENEDEN, P. J. VAN, *Sur la découverte d'un Homard fossile dans l'Argile de Rupelmonde*. (BULL. ACAD. ROY. BELGIQUE, vol. 33, 1872, p. 317, fig.)
STRAELEN, V. VAN, *Note sur Homarus Percyi, Van Ben. de l'Argile de Boom (Rupélien sup.)*. (BULL. SOC. BELGE DE GÉOL., vol. 30 (1920), 1921, p. 26, fig. 1-2.)

(2) HAAS, H., *Ueber Podocrates und Homarus aus dem Mitteloligozän van Itzehoe*. (MITTEIL. MINERAL. INSTITUT UNIVERSIT. KIEL., vol. 1, 1889, p. 96, pl. 6, fig. 4 & 5.)

(3) EBERT, TH., *Beitrag zur Kenntnis der tertiären Decapoden Deutschlands*. (JAHRB. KÖNIGL. PREUSS. GEOL. LANDESANSTALT (1886), 1887, p. 270, pl. 9, fig. 3.)

(4) LOERENTHEY, E. und BEURLEN, K., *Die fossilen Dekapoden der Länder der ungarischen Krone*. (GEOLOGICA HUNGARICA, series palaeontologica, fasc. 3, 1929, p. 45, pl. 1, fig. 2-6.)

Homarus présente une lacune paléontologique considérable, s'étendant depuis l'Oligocène supérieur au Pliocène. A l'Éocène, sa distribution rappelle la répartition actuelle dans l'Atlantique septentrional : il occupe les deux rives du sillon atlantique. Dans l'Oligocène moyen, une espèce, *Homarus percyi*, atteignait une taille égale à celle des deux espèces récentes, *H. vulgaris* H. Milne-Edwards et *H. americanus* H. Milne-Edwards.

III. — REGRESSION DES NEPHROPSIDAE ET PLUS PARTICULIEREMENT DU GENRE HOMARUS

Cette discussion sur des points de la nomenclature des *Nephropsidae* fossiles pourrait, à première vue, ne présenter qu'un médiocre intérêt et prendre place parmi les nombreux efforts tendant à tracer, avec la plus grande précision possible, les limites des unités systématiques. Mais ses résultats mettent en lumière un aspect de l'évolution des *Nephropsidae* et du genre *Homarus* en particulier.

Passant en revue la liste, déjà assez longue, des *Nephropsidea* fossiles connus aujourd'hui, on constate que cette tribu était déjà en régression au début du Cénozoïque. Quelques réserves que l'on puisse faire sur la possibilité de lacunes importantes dans nos connaissances relatives aux organismes fossiles, il est permis de conclure que la tribu des *Nephropsidea* a eu son apogée au cours de l'ère mésozoïque. Elle compte aujourd'hui, comme on sait, trois familles : *Nephropsidae*, *Astacidae*, *Parastacidae*.

La tribu des *Nephropsidea* a plus rapidement épuisé ses facultés évolutives que les souches dont elle est issue, quoique ces dernières, les *Penaeidea*, poursuivent encore aujourd'hui leur existence, maintenues dans un cadre morphologique dont elles ne se sont pas écartées depuis le Trias.

Les formes abyssales et benthiques de la famille des *Nephropsidae* sont aujourd'hui plus nombreuses que les formes littorales. La famille s'est réfugiée dans les fonds, comme le firent les membres de la tribu des *Eryonidea*. Mais cette dernière l'a fait au plus tard après le Néocomien (1), tandis que la famille des *Nephropsidae* semble avoir émigré vers les profondeurs océaniques au début du Cénozoïque seulement.

Les représentants de la tribu des *Nephropsidea* entrés dans les eaux douces, *Astacidae* et *Parastacidae*, connurent une plus grande fortune que ceux restés marins. Ils devinrent dulcicoles dès le début du Néocomien et colonisèrent vrai-

(1) La famille des *Eryonidae*, qui groupe tous les membres de la tribu des *Eryonidea* connus dans la nature actuelle, comprend plus de formes que la famille des *Nephropsidae*. La première est cependant beaucoup plus ancienne et son dernier représentant connu à l'état fossile date du Néocomien.

semblablement les rivières de tous les continents. Leur disparition des eaux douces de vastes régions d'aujourd'hui s'est faite sous la pression de Brachyoures dulcicoles, au début du Miocène. Mais, quoi qu'il en soit, ces deux familles sont encore à présent beaucoup plus riches en formes que les *Nephropsidae* restés marins. Cette famille est en régression, et, parmi les genres qui la constituent, le genre *Homarus* surtout rétrograde. Celui-ci porte la marque du temps; c'est une véritable relique.

Musée royal d'Histoire naturelle, Bruxelles.

LA REACTION DE FEULGEN EST-ELLE UTILISABLE POUR LE DOSAGE DE L'ACIDE THYMONUCLEIQUE EN BIOCHIMIE?

PAR

J. BRACHET (Bruxelles).

La réaction de FEULGEN a rendu, au cours de ces dernières années, les plus grands services pour la détection et la localisation de l'acide thymonucléique. Le principe (réaction de Schiff précédée d'hydrolyse) et la technique de cette réaction ont été exposés à maintes reprises et il serait fastidieux d'y revenir. Mais on sait que diverses causes d'erreurs rendent son interprétation délicate; on en trouvera du reste une excellente discussion dans le récent ouvrage de L. LISON sur l'*Histochimie animale*.

Insistons cependant encore sur le risque, toujours possible, d'une surcoloration qui peut dépendre, soit d'une mauvaise préparation du réactif (certains échantillons de fuchsine se décolorent très difficilement par SO_2 et donnent presque régulièrement de la surcoloration), soit de l'emploi d'un réactif trop vieux ou d'un lavage insuffisant à l'eau chargée de SO_2. Il faut noter aussi que certains fixateurs (Zenker) insolubilisent partiellement les graisses et que leur emploi entraîne fréquemment une réaction plasmale positive.

Il est donc bien évident que l'interprétation des résultats demande la plus grande prudence lorsque la localisation de la coloration obtenue est anormale (cytoplasmique, par exemple). C'est dans de pareils cas qu'il est souhaitable de vérifier si la réaction est bien due à de l'acide thymonucléique par un dosage chimique de ce constituant : en ce qui concerne les œufs, notamment, cette vérification me semble des plus nécessaires, comme le montre un exemple récent: V. D. et E. V. MARZÂ ont constaté que les globules vitellins de l'oocyte de Poulet donnent une réaction nucléale légèrement positive. Or, on sait que chez cette espèce la synthèse de l'acide nucléique est totale et que les œufs vierges ne contiennent ni P nucléoprotéique, ni bases puriques, ni pentoses, ni acide thymonucléique en quantités mesurables. Se basant sur ces arguments d'ordre chimique, MARZÂ et MARZÂ excluent avec raison l'idée que la réaction donnée par les pla-

quettes vitellines puisse se trouver en relation avec l'acide thymonucléique : si l'analyse chimique des œufs n'avait pas été connue une erreur d'interprétation était presque fatale. Notons que le danger d'une telle erreur est encore beaucoup plus marqué lorsqu'on a affaire à des œufs à synthèse partielle de l'acide thymonucléique : la richesse de ces œufs en P nucléoprotéique et en N purique sera mise en relation avec la réaction de Feulgen à localisation aberrante et l'on sera tout naturellement porté à admettre la présence d'acide thymonucléique dans le cytoplasme de l'œuf. Ce qu'il faut doser en réalité, c'est l'acide thymonucléique lui-même, et nous ne possédons malheureusement qu'une méthode susceptible de nous renseigner sur ce point : c'est celle de Dische. L'emploi répété de cette technique dans ce laboratoire a toujours montré que les œufs vierges ne contiennent que des traces d'acide thymonucléique (Oursin, Astérie, Grenouille, Truite, Poulet : J. Brachet, M. Van der Ghinst). La réaction colorée de Dische, malheureusement trop brutale pour être applicable histochimiquement, est sans contredit beaucoup plus spécifique que celle de Feulgen.

Il existe cependant des cas où c'est la méthode chimique qui est susceptible de donner naissance à des erreurs d'interprétation et où la réaction nucléale permet de les rectifier. C'est ce qui se rencontre notamment dans les cas des œufs d'Oursins méditerranéens (*Paracentrotus lividus Brandt*) : chez cette espèce, les œufs vierges paraissent contenir des quantités très appréciables d'acide thymonucléique (1,5 mgr./gr. sec.), alors que chez *Paracentrotus lividus Lk.* des côtes bretonnes, on n'en trouve que des traces indosables. La réaction de Feulgen permet de résoudre cette contradiction : elle montre en effet que la gangue des œufs méditerranéens est bourrée de cellules folliculeuses, dont le noyau recolore intensément la fuchsine, tandis que ces cellules n'existent pas chez *Paracentrotus lividus Lk.* Grâce à cette précieuse indication, il est possible de donner la preuve chimique de l'absence d'acide thymonulcéique dans les œufs mêmes : on peut, en effet, séparer la gangue de l'œuf sans difficulté et pratiquer des dosages sur les deux fractions : on constate aussitôt que la quasi-totalité de l'acide thymonucléique se trouvait bien dans la gangue.

Ces quelques exemples nous montrent clairement quels sont les avantages et les dangers des méthodes chimiques et histochimiques : la première se montre plus spécifique, mais ne peut nous renseigner sur la localisation de l'acide thymonucléique; la seconde nous permettra d'établir ce point avec toute la précision nécessaire, mais sa moindre spécificité nous conduira à interpréter les images avec prudence. C'est seulement par l'emploi des deux méthodes combinées que l'on parviendra à des conclusions correctes.

Diverses tentatives ont été faites en vue d'adapter la réaction de Feulgen au dosage de l'acide thymonucléique : les premiers essais dans cette voie sont dus à Jorpes, qui a montré qu'il est possible par ce procédé d'estimer avec précision la teneur en acide thymonucléique d'un mélange d'acides thymo- et pentosenucléiques suffisamment purifié pour ne plus donner la réaction du biuret. Cette

technique a donné par la suite des résultats intéressants entre les mains de LEVENE et JORPES. Le problème a été repris ultérieurement par WIDSTRÖM et par CASPERSSON, qui ont établi un mode opératoire précis pour le dosage de l'acide thymonucléique par la réaction de Feulgen : la manière de préparer le réactif fuchsine sulfureux, la durée optima de l'hydrolyse, le pH optimum ont été soigneusement étudiés. Mais il importe de noter que WIDSTRÖM insiste sur l'impossibilité où l'on se trouve de pratiquer les dosages sur des extraits d'organes, à cause du manque de spécificité de la réaction de SCHIFF. Celle-ci n'est donc applicable qu'à des préparations d'acide nucléique soigneusement purifiées, fortement débarrassées de protéines, et cet état de choses restreint énormément les possibilités de la réaction de Feulgen au point de vue biochimique : le dosage de l'acide thymonucléique dans les organes n'est donc pas actuellement réalisable par cette méthode, s'il faut en croire les chercheurs qui l'ont étudiée de très près.

On peut dès lors s'étonner de voir que certains auteurs ont cherché récemment à utiliser la réaction de Feulgen pour la détection de l'acide thymonucléique dans des nucléoprotéides non purifiés : il s'agit des recherches de G. SCHMIDT sur les acides nucléiques de l'œuf d'Oursin et de celles de G. VAN CAMP sur les nucléoprotéides du cerveau. Ces questions présentant des attaches avec des problèmes qui me préoccupent; il m'a paru utile de vérifier leurs observations.

La signification des résultats de SCHMIDT a été discutée ailleurs récemment (1936) et je ne reviendrai donc que brièvement sur cette question. SCHMIDT a montré qu'un extrait ammoniacal des œufs est précipitable par l'acide acétique et que le nucléoprotéide isolé par ce procédé donne une réaction de Feulgen positive. Il en tire la conclusion que, contrairement à mes résultats antérieurs, l'œuf vierge d'Oursin renferme de l'acide thymonucléique en abondance. En réalité, il n'est pas douteux que SCHMIDT a été induit en erreur par la non-spécificité de la réaction de SCHIFF et qu'il a attribué une réaction plasmale à l'acide thymonucléique. La richesse en plasmalogène des œufs est en effets aisé à mettre en évidence et l'on peut montrer que le nucléoprotéide de SCHMIDT ne recolore plus la fuchsine décolorée par SO_2 après extraction des graisses à l'alcool. Ce nucléoprotéide ne donne aucune des autres réactions colorées de l'acide thymonucléique (réactions de DISCHE, de THOMAS, de BEHRENS), mais contient, par contre, des pentoses : il s'agit donc en réalité d'un pentosenucléoprotéide contaminé par des graisses. Ayant communiqué au Dr SCHMIDT mes doutes sur la validité de ses conclusions, il a eu l'obligeance de m'autoriser à faire état de sa réponse : il considère maintenant la réaction de Feulgen comme particulièrement « insidieuse » dans le cas des extraits d'œufs et a notamment constaté que le vitellus de l'œuf de Poule (qui, nous l'avons vu, ne contient pas d'acide thymonucléique) se caractérise par une réaction intense due sans doute à des lipides. Ces faits nouveaux amènent le Dr SCHMIDT, que je tiens à remercier vivement ici de sa courtoisie, à retirer ses premières conclusions.

Les recherches de Van Camp ont le mérite d'essayer d'éclaircir l'un des problèmes les plus délicats de l'histochimie, celui de la constitution chimique du nucléole. Partant de l'idée que cet organite aurait la composition d'un nucléoprotéide où l'acide thymonucléique serait masqué par suite de la complexité de la molécule, Van Camp a essayé de transformer ce nucléoprotéide en un élément plus simple (nucléine ou acide nucléique) qui donnerait la réaction nucléale; un ferment extrait des ganglions sympathiques serait susceptible de réaliser cette transformation. Traitant des frottis de rate fixés à la flamme, puis soumis à l'action de l'alcool à 90°, par cet extrait, il constate que les nucléoles donnent une réaction nucléale positive dont ils étaient dépourvus auparavant. Soumis à la pepsine, ces nucléoles se dissolvent entièrement. Afin d'interpréter ces résultats, Van Camp étudie, au moyen de la réaction de Feulgen, l'action du ferment extrait des ganglions lymphatiques sur un nucléoprotéide extrait du cerveau par l'eau et précipité par l'acide acétique. Ce nucléoprotéide ne donnerait pas la réaction de Feulgen, même après hydrolyse; il deviendrait, par contre, capable de se colorer par l'acide fuchsine sulfureux lorsqu'on l'a traité par la pepsine ou l'extrait ganglionnaire. Van Camp tire de ces faits la conclusion que les nucléoprotéides ne donneraient pas la réaction de Feulgen, tandis que les nucléines (résultat de l'action de la pepsine) et les acides nucléiques (produits par le ferment présent dans les ganglions lymphatiques) la fourniraient.

Ces faits méritent quelque discussion : en ce qui concerne la partie cytologique, il est à noter que le comportement des nucléoles vis-à-vis de la réaction de Feulgen est extrêmement variable; si la réaction est généralement négative (Wermel), on l'a cependant trouvée positive dans les cellules de Sertoli du testicule des mammifères (G. Hertwig), le foie et le rein (Kuhlenbeck et Voit), les cellules folliculeuses de l'ovaire de Poule (Marzâ et Marzâ). Les nucléoles des oocytes ne donnent pas la réaction, mais j'ai observé dans l'ovaire d'Oursin, après une bonne fixation, un anneau se colorant en violet intimement juxtaposé au nucléole. Dans les embryons d'Amphibiens, le nucléole se rencontre régulièrement cerclé d'un anneau d'acide thymonucléique. Notons, en passant, que ces détails cytologiques seraient passés inaperçus sans l'emploi de la réaction nucléale. Il n'est donc pas douteux que les nucléoles puissent, en certaines circonstances, donner la réaction de Feulgen. Il ne faut toutefois pas oublier non plus que c'est pour le nucléole que le danger de surcoloration est le plus à redouter, à cause de sa fuchsinophilie: l'emploi d'une fuchsine mal préparée ou trop vieille, un lavage insuffisant à l'eau chargée de SO_2 suffisent pour entraîner sa coloration. Il convient donc d'être particulièrement prudent lorsqu'on observe une coloration positive au niveau du nucléole et l'on aimerait voir les observations de Van Camp vérifiées en utilisant une technique cytologique moins rudimentaire. J'ajouterai que l'extrait de ganglion lymphatique s'est montré dépourvu de toute action sur les nucléoles d'oocytes d'Oursin, fixés soit à l'alcool absolu, soit au Bouin-Allen.

Mais c'est surtout la partie biochimique du travail de Van Camp qui retiendra

notre attention : il faut tout d'abord insister sur le fait que les termes de « nucléoprotéide » et de « nucléine » ne correspondent pas à des entités chimiques bien définies; le complexe obtenu à la suite de la précipitation par l'acide acétique de l'extrait aqueux d'un organe renferme évidemment les protéines les plus variées. Les seuls nucléoprotéides bien connus sont ceux qui résultent de la combinaison de l'acide nucléique avec les protamines et les histones pour constituer la « chromatine » : ces nucléoprotéides donnent évidemment la réaction de Feulgen après hydrolyse.

Le mode de préparation du nucléprotéide et de l'extrait de ganglion lymphatique dans les expériences de Van Camp m'ont amené à me demander si ce ferment ne produirait pas la transformation d'un pentosenucléoprotéide en acide thymonucléique. L'expérience m'a toutefois montré que cette hypothèse ne peut être défendue : on constate, cependant, que le nucléoprotéide du cerveau [1] contient, outre de l'acide thymonucléique (méthode de Dische), un pentose (méthode de Hoffmann). Mais si l'on fait agir sur ce nucléoprotéide l'extrait de ganglion lymphatique, on n'observe pas de synthèse d'acide thymonucléique, ni de diminution corrélative de la teneur en pentoses. Ces expériences ont indiqué encore que l'extrait de ganglion lymphatique contient toujours proportionnellement plus d'acide thymonucléique que le nucléoprotéide du cerveau : ce résultat était d'ailleurs à prévoir, si l'on songe à la richesse respective en noyaux de ces deux organes. On trouvera dans le tableau ci-dessous le résultat de ces expériences, où chaque chiffre correspond à un dosage fait en double ou en triple.

Teneur en acide thymonucléique (en mgr %).

	3 c. c. extrait ganglionnaire. (A)	10 c. c. nucléoprotéide. (B)	A + B non incubés.	A + B incubés.
Expérience I.	0.82	0.54	1.35	1.32
Expérience II.	0.87	0.62	1.51	1.47
Expérience III.	0.70	0.51	1.20	1.25

Ces résultats excluent évidemment l'idée que l'extrait de ganglion lymphatique puisse intervenir dans la synthèse de l'acide thymonucléique. Mais ils nous indiquent une fait qui paraît avoir échappé à Van Camp : la richesse de cet extrait en acide thymonucléique.

Van Camp ne semble pas avoir fait de contrôle recherchant la façon dont

[1] Je tiens à exprimer ma très vive reconnaissance à M. de Saint-Moulin, assistant à l'École vétérinaire, qui a bien voulu me procurer le matériel nécessaire en abondance.

son ferment se comporte vis-à-vis du réactif de Feulgen. J'ai pratiqué divers essais dans ce sens et j'ai régulièrement constaté que l'extrait donne, seulement après hydrolyse acide, une réaction de Feulgen nettement positive. La présence d'acide thymonucléique dans cet extrait peut encore être mise en évidence par la réaction de P. Thomas au tryptophane. Tous ces faits montrent bien que le ferment de Van Camp contient de l'acide thymonucléique en proportions non négligeables et que cet acide est susceptible d'interférer dans les expériences de cet auteur.

Essayant ensuite d'appliquer la réaction nucléale au nucléoprotéide provenant du cerveau, il m'a été impossible, malgré des essais réitérés, de confirmer les observations de Van Camp. Les résultats obtenus ont été sensiblement identiques, suivant que les essais portaient sur le nucléoprotéide seul ou sur le nucléoprotéide traité par l'extrait ganglionnaire avant ou après incubation à l'étuve. J'ai constaté régulièrement que la réaction est négative sans hydrolyse; toutefois, si on laisse le nucléoprotéide non hydrolysé au contact du réactif, on voit se développer, en une dizaine de minutes, une coloration violette. Celle-ci s'obtient immédiatement si l'on hydrolyse préalablement le nucléoprotéide. Ces faits suggéraient l'idée que l'on a affaire à une réaction plasmale, car on sait qu'une hydrolyse acide, où l'action lente du réactif fuchsine sulfureux transforme le plasmalogène en plasmal. On peut du reste en donner aisément la preuve : il suffit d'ajouter une goutte de sublimé saturé (qui fait passer instantanément le plasmalogène à l'état de plasmal) à 3 cc. de la solution de nucléoprotéide, puis de verser une goutte de ce mélange dans 2 cc. de réactif de Feulgen pour obtenir en quelques secondes une réaction extrêmement intense. Ces expériences démontrent la présence de plasmalogène dans le nucléoprotéide extrait du cerveau. Il était d'ailleurs aisé de le prévoir, en se rappelant la richesse de cet organe en lipides et notamment en plasmalogène (Imhäuser). Il est bien évident que l'intensité de la réaction plasmale dans le nucléoprotéide extrait du cerveau masque entièrement la réaction nucléale et que les expériences de Van Camp perdent, dans ces conditions, toute leur signification. Ce « nucléoprotéide » est en réalité un mélange extrêmement complexe de très nombreuses substances, parmi lesquelles nous venons de rencontrer, outre de l'acide thymo- et pentose-nucléique et des protéines, du plasmalogène; nul doute qu'il ne renferme encore bien d'autres éléments chimiques. Rien ne nous permet de penser que ce complexe ressemble de près ou de loin à la substance constitutive du nucléole, et l'emploi de ce nucléoprotéide comme « modèle » du nucléole est évidemment arbitraire. Les conclusions de Van Camp demandent donc à être basées sur des faits nouveaux, plus convaincants, avant qu'on puisse en faire état.

Quelles conclusions tirer de ces quelques considérations sur les causes d'erreur inhérentes à la méthode de Feulgen? Employée en histochimie, la réaction nucléale présente un intérêt incontestable, car elle est seule capable de nous renseigner avec précision sur la localisation de l'acide thymonucléique à l'intérieur du noyau; elle fournit des images claires, aisément lisibles, particulière-

ment utiles pour l'étude cytologique de la chromatine dans les œufs dont le vitellus possède une forte affinité tinctoriale pour l'hématoxyline et les colorants basiques. Elle doit, par contre, être interprétée avec la plus grande prudence lorsqu'on se trouve en présence de localisations anormales de l'acide thymonucléique; il convient d'examiner alors de très près les diverses causes d'erreurs possibles et il peut être nécessaire de recourir à des dosages chimiques.

Quant à l'utilisation biochimique de la réaction de Feulgen, il semble bien qu'elle soit à proscrire entièrement, sauf dans les cas, assez exceptionnels, où l'on peut travailler sur des acides nucléiques purifiés. Il convient naturellement d'espérer que l'on arrivera à éliminer les causes d'erreurs qui interdisent son emploi actuellement et que ce procédé permettra le dosage quantitatif de l'acide thymonucléique dans les organes. Mais il faut conclure, en attendant de tels progrès, que l'application de la réaction de Feulgen à des extraits grossiers de tisssus ne peut que conduire à des erreurs et à des confusions.

Laboratoire d'Embryologie de la Faculté de Médecine,
Université libre de Bruxelles.

BIBLIOGRAPHIE

1. Behrens, M., Zeitsch. Physiol. Chem., **209**, 59 (1932).
2. Brachet, J., Arch. Biol., **44**, 519 (1933).
3. — Bull. Soc. Chim. Biol. (1936), sous presse.
4. Caspersson, T., Bioch. Zeitsch., **253**, 97 (1932).
5. Dische, Z., Mikrochemie, **2**, 4 (1930).
6. Feulgen, R. et Rossenbeck, H., Zeitsch. Physiol. Chem., **135**, 203 (1934).
7. Hertwig, G., Allgemeine mikroskopische Anatomie der lebenden Masse. (*Aus Handbuch des mikroskopischen Anatomie des Menschen*, p. 183 [1928].)
8. Hoffmann, W., J. Biol. Chem., **63**, 675 (1925).
9. Jorpes, E., Acta Medica Scandinav., **68**, 503 (1928).
10. Kuhlenbeck et Voit, K., Anat. Anz., **74**, 1 (1932).
11. Levene, P. A. et Jorpes, E., Journ. Biol. Chem., **86**, 389 (1930).
12. Lison, L., Histochimie animale. Gauthier-Villars, édit., 1936.
13. Marza, V. D. et Marza, E. V., Bull. Hist. appl., **11**, 65 (1934).
14. Schmidt, G., Zeitsch. Physiol. Chem., **223**, 81 (1934).
15. Thomas, P., Zeitsch. Physiol. Chem., **199**, 10 (1931).
16. Van Camp, G., Bull. Soc. Chem. Biol., **17**, 169 (1935).
17. Van der Ghinst, M., Arch. Biol., **45**, 729 (1934).
18. Wermel, E., Zeitsch. Zellf., **5**, 400 (1927).
19. Widström, G., Bioch. Zeitsch., **199**, 298 (1928).

ESSAI SUR L'EVOLUTION DE LA MOLAIRE CHEZ LES ONGULES ARTIODACTYLES

PAR

R. ANTHONY et M. FRIANT (Paris).

Rappelons qu'au début de l'Éocène, d'une manière presque constante, la molaire mammalienne se présente avec les caractères suivants (1) :

Molaire supérieure : 3 rangées longitudinales (externe — intermédiaire — interne) de 2 tubercules. Molaire inférieure : 2 rangées longitudinales (externe — interne) de 2 tubercules; ce qui peut s'exprimer par la simple formule $\frac{111\ (2)}{11\ (2)}$

Ces tubercules sont sensiblement égaux, les intermédiaires des molaires supérieures étant cependant quelquefois plus petits que les externes et les internes.

Les vallées qui séparent les tubercules sont sensiblement d'égale profondeur dans le sens longitudinal et dans le sens transversal; ce qui nous fait dire que ces dents sont du type *parabunodonte*, puisque par définition nous entendons par *bunodonte* un type dentaire dans lequel les vallées longitudinales et les vallées transversales intercuspidiennes seraient *rigoureusement* d'égale profondeur (2).

Ce type dentaire $\frac{111\ (2)}{11\ (2)}$ *parabunodonte* correspond à l'égalité sensible des mouvements horizontaux de la mâchoire inférieure aussi bien dans le sens transversal que dans le sens longitudinal, par conséquent à un régime omnivore (3).

(1) Voir principalement à ce sujet : M. Friant, *Contribution à l'étude de la différenciation des dents jugales chez les Mammifères. Essai d'une théorie de la dentition.* (Publications du Muséum, n° 1, 1932); R. Anthony, *Théorie de la dentition jugale mammalienne. I. La molaire des Mammifères; son caractère fondamental et son type morphologique archaïque.* Paris, Hermann, 1935.

(2) Le type bunodonte est donc purement théorique; il n'existe en fait que des parabunodontes. A remarquer aussi que nous prenons le mot bunodonte dans un sens différent de celui dans lequel on l'a pris jusqu'ici.

(3) Voir : M. Friant, 1932, *loc. cit.*; R. Anthony, 1935, *loc. cit.*

Il est si généralement répandu et d'une telle homogénéité (voir fig. 1), au début de l'Éocène, qu'il est souvent impossible, en se basant sur la seule dentition, de ranger un Mammifère de cette époque dans un groupe ou dans un autre (1).

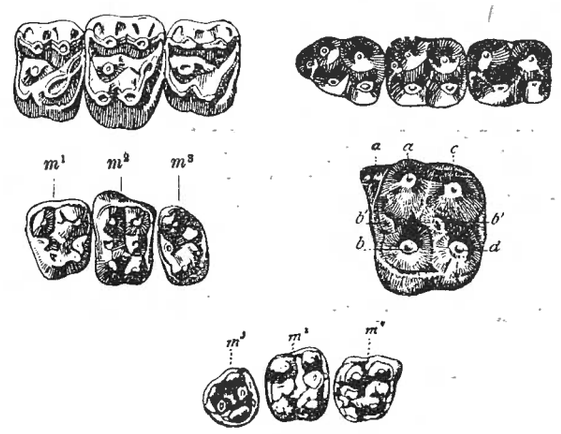


FIG. 1. — En haut : *Hyopsodus paulus* Leidy. Éocène (Bridger beds) du Wyoming ; à gauche, molaires supérieures droites ; à droite, molaires inférieures droites : l'avant est à droite. G. N. ×3 environ (d'après ZITTEL).
Au milieu : à gauche, *Euprotogonia puercensis* Cope. Éocène inférieur de Puerco, molaires supérieures gauches. G. N. ×1 1/5 (d'après COPE) ; à droite, *Hyracotherium leporinum* Owen. Éocène inférieur (London clay) d'Angleterre, M² gauche. G. N. × 2 (d'après ZITTEL).
En bas : *Arctocyon Gervaisi* Lemoine. Éocène inférieur de Cernay. Molaires supérieures droites. G. N. (d'après LEMOINE).

Extrait de M. FRIANT.

En se plaçant au point de vue de la morphologie dentaire, qui est toujours celui qui domine en Paléontologie mammalienne, on admet classiquement qu'il existe trois séries évolutives d'Ongulés artiodactyles :

La série dite *Bunodonte* (2), qui aboutit aux Suidés et aux Hippopotamidés actuels;

La série dite *sélénodonte* (3), qui aboutit aux Ruminants actuels;

La série dite *buno-sélénodonte*, morphologiquement intermédiaire entre les deux précédentes et qui ne comprend que des animaux éteints (*Dichobune*, *Anthracotherium*, *Ancodus*, *Anoplotherium*, etc.).

Nous allons indiquer la manière suivant laquelle nous pensons que l'évolution de la molaire a pu et a dû se faire dans ces trois séries à partir du type archaïque $\frac{111\ (2)}{11\ (2)}$ parabunodonte.

1° SERIE ABOUTISSANT AUX SUIDES ET AUX HIPPOPOTAMIDES ACTUELS (BUNODONTES)

Chez le *Palaeochoerus typus* Pomel de l'Oligocène supérieur de France (Saint-Gerand-le-Puy), le type dentaire archaïque $\frac{111\ (2)}{11\ (2)}$ parabunodonte est exactement

(1) On connait le cas de l'*Hyopsodus* (Éocène moyen américain-Bridger Beds du Wyoming) dont certains auteurs font un Insectivore et certains autres un Condylarthre.

(2) Le terme bunodonte est pris ici dans son sens habituel et ancien : dent constituée de tubercules formant de simples saillies de contour arrondi.

(3) Tubercules en croissant de lune.

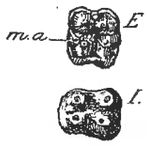
réalisé avec, seulement, ces deux particularités, d'abord qu'aux molaires supérieures les tubercules intermédiaires sont légèrement décalés vers l'avant par rapport aux externes et aux internes (1) et que l'intermédiaire postérieur est légèrement regressé par rapport à l'antérieur (voir fig. 2).

FIG. 2. — *Palaeochoerus typus* Pomel.
P^4, M^1 et M^2 gauches. — *E*, rangée externe de tubercules. — *I*, rangée interne de tubercules. — *m.a*, tubercule intermédiaire antérieur. — *m.p*, tubercule intermédiaire postérieur. G. N.

Chez le *Cebochoerus minor* Gervais, de l'Éocène supérieur des Phosphorites du Quercy, le tubercule intermédiaire postérieur a complètement disparu (2) (voir fig. 3).

Dans le genre *Sus*, qui va du Miocène supérieur à l'époque actuelle, les deux tubercules intermédiaires ont disparu. De plus, le type dentaire fonctionnel commence de passer de la parabunodontie à la toechodontie, laquelle consiste en ce que le tubercule externe antérieur se réunissant à l'interne antérieur et l'externe postérieur à l'interne postérieur, avant que les externes et les internes se réunissent entre eux, il se constitue des crêtes transversales, la vallée transversale

FIG. 3. — *Cebochoerus minor* Gervais.
m^2 (supérieure) et m_2 (inférieure) gauches. — *E*, rangée externe de tubercules (molaire supérieure). — *I*, rangée interne de tubercules (molaire inférieure). — *m.a.*, tubercule intermédiaire antérieur. G. N.



étant plus profonde que la longitudinale. Le type fonctionnel toechodonte correspond à une prédominance dans le sens antéro-postérieur des mouvements horizontaux de la mandibule, et à un régime végétarien semblant surtout devoir être composé de graines et de racines (3).

On constate en outre, chez ces formes plus récentes, une multiplication des

---

(1) Ceci s'observe aussi chez les Erinaceidés, parmi les Insectivores et chez les Tarsiidés, parmi les Primates primitifs; cependant, chez les Erinaceidés, c'est le tubercule intermédiaire antérieur qui disparaît le premier. Voir : M. FRIANT, *Le type primitif des molaires chez les Insectivores* (*Erinaceidés*) (ARCHIVES DU MUSÉUM, 1934); M. FRIANT, *L'évolution du type primitif des molaires chez les Primates* (*Tarsiidés de l'Ancien Monde*) (BULL. DU 67e CONGRÈS DES SOCIÉTÉS SAVANTES, 1934).

(2) Il convient de supposer que les formes les plus anciennes de cette série qui existaient vraisemblablement à l'Éocène inférieur et qui nous sont encore inconnues présentaient le type $\frac{111\ (2)}{11\ (2)}$ parabunodonte qui se serait sensiblement maintenu chez le *Paloeochoerus* de l'Oligocène, mais se serait modifié de bonne heure, par régression, chez le *Cebochoerus* de l'Éocène supérieur. Dans leurs essais phylogéniques les paléontologistes ont jusqu'ici négligé, pour la plupart, de tenir un compte suffisant des lacunes de nos connaissances.

(3) Voir : M. FRIANT, *loc. cit.*, 1932; R. ANTHONY, *loc. cit.*, 1935.

tubercules, principalement caractérisée par la formation, et ceci aussi bien aux molaires inférieures qu'aux supérieures, dans les vallées longitudinales, de chaque côté des crêtes transversales, de tubercules nouveaux. Cette évolution est exactement la même que celle que l'on observe chez les Proboscidiens (1).

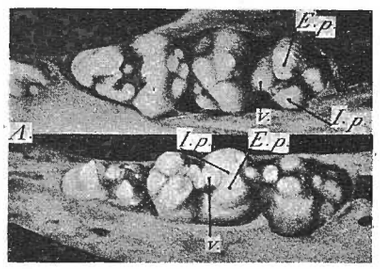


FIG. 4. — *Phacochoerus africanus* Gm., jeune. — Molaires temporaires, supérieures (en haut) et inférieures (en bas), gauches. — *A.*, côté antérieur. — *E.p.*, tubercule externe postérieur. — *I.p.*, tubercule interne postérieur. — *v.*, tubercule intermédiaire de nouvelle formation développé à l'intérieure de la vallée. Comparer cette morphologie dentaire à celle des Mastodontes. G. N. × 1 ½.

Il est à noter enfin que si, chez les premières formes de cette série, les molaires sont à croissance limitée, chez le *Sus* elles sont à croissance prolongée.

Le stade ultime de cette évolution dentaire est représentée par le *Phacochoerus* actuel (voir fig. 4 et 5). Chez lui, outre la toechodontie et la constitution d'une série de tubercules intermédiaires de nouvelle formation, aussi bien aux molaires inférieures qu'aux supérieures, on constate la multiplication des crêtes transversales. De plus, les molaires du *Phacochoerus* sont nettement à croissance

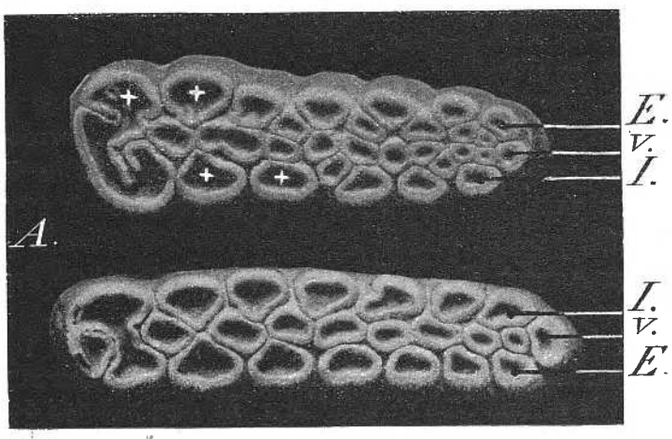


FIG. 5. *Phacochoerus africanus* Gm., adulte. Dernière molaire supérieure gauche, en haut; dernière molaire inférieure gauche, en bas. — *A.*, côté antérieur. — *E.*, série des tubercules externes. — *I.*, série des tubercules internes. — *v.*, série de tubercules intermédiaires de nouvelle formation. Les 4 tubercules indiqués aux molaires supérieures par W. K. Gregory (1934, fig. 61) comme étant le paracone et le métacone (série externe) et le protocone et l'hypocone (série interne) sont désignés par des croix (+). G. N. ×1½.

continue, de telle sorte que, chez l'adulte, elles ne présentent jamais que des surfaces abrasées.

Mentionnons en dernier lieu que, si, chez les formes primitives de la série, les molaires supérieures sont toujours un peu plus larges que les inférieures, chez le *Phacochoerus*, une égalité sensible des deux séries dans le sens transversal tend, au contraire, à s'établir, ce qui se traduit par l'existence aussi bien en bas qu'en haut des tubercules intermédiaires de nouvelle formation. Nous avons montré

(1) Voir : M. FRIANT, *loc. cit.*, 1932; R. ANTHONY, *loc. cit.*, 1935.

ailleurs que l'égalité des surfaces triturantes des molaires inférieures à celles des molaires supérieures est un caractère intimement et nécessairement lié à la toechodontie, partout ou elle s'observe, aussi bien chez le Proboscidiens que chez les Rongeurs (1) (voir fig. 6).

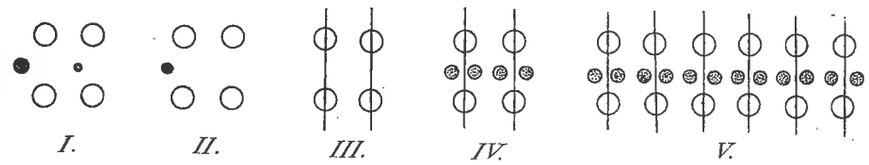


FIG. 6. — Schéma destiné à rendre compte de la succession des étapes de l'évolution dentaire (molaire supérieure) chez les Suidés. — *I*, Archétype avec décalement vers l'avant des tubercules intermédiaires et début de régression. — *II*. L'intermédiaire postérieur a complètement disparu. — *III*. Établissement de la tœchodontie. — *IV*. Constitution des tubercules intermédiaires de nouvelle formation. — *V*. Multiplication des crêtes transversales.

Les molaires des Hippopotamidés sont exactement du même type que celle de Suidés; mais, chez les Hippopotamidés, les crêtes transversales ne se multiplient pas comme chez les Suidés.

2° SERIE ABOUTISSANT AUX RUMINANTS (SELENODONTES)

Ce qui caractérise particulièrement cette série où, comme dans la précédente, les molaires évoluent nettement dans le sens de l'accentuation du type à croissance continue, c'est :

1° Que les tubercules dentaires prennent de bonne heure cette forme en croissant de lune qui est à l'origine du mot sélénodonte;

2° L'établissement précoce de ce que nous avons appelé la bélodontie et qui consiste en ce que les tubercules fondamentaux se disposent en crêtes longitudinales, les externes, d'une part, et les internes, d'autre part, se réunissant préco-

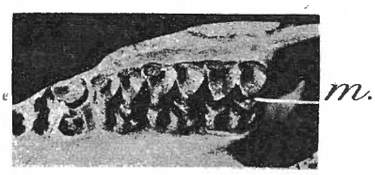


FIG. 7. — *Caïnotherium elongatum* Filhol.
Série des molaires supérieures gauches.
Pour montrer la forme sélénodonte des tubercules, la bélodontie et la persistance du tubercule intermédiaire postérieur (*m.*), alors que l'antérieur a disparu. — G. N. × 1 ½.

cement entre eux, d'où il résulte que la vallée longitudinale est plus profonde que la transversale, la dent se montrant alors constituée de crêtes longitudinales. Ce type fonctionnel belodonte correspond, comme nous l'avons montré, à une prédominance dans le sens latéral des mouvements horizontaux de la mandibule et est en rapport avec le régime végétarien, plus précisément herbivore. La bélodontie s'accompagne toujours d'une inégalité transversale des deux séries den-

(1) Voir : M. FRIANT, *loc. cit.*, 1932; R. ANTHONY, *loc. cit.*, 1935.

taires supérieure et inférieure, la supérieure excédant toujours l'inférieure en largeur (1);

3° La disparition précoce, comme dans le cas de la série précédente de tubercules intermédiaires. Mais, cette disparition, au lieu de débuter par le tubercule intermédiaire postérieur, débuterait ici par l'antérieur, si l'on s'en rapporte à ce que l'on voit chez le *Caïnotherium elongatum* Filhol de l'Éocène supérieur (Phosphorites du Quercy) par exemple (voir fig. 7 et 8).

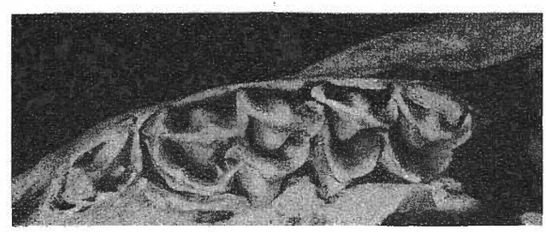


FIG. 8. — *Buffelus aequinoctialis* Blyth.

Molaires supérieures gauches.

Pour montrer la forme sélénodonte des tubercules, la belodontie et la disparition des deux tubercules intermédiaires. — G. N.

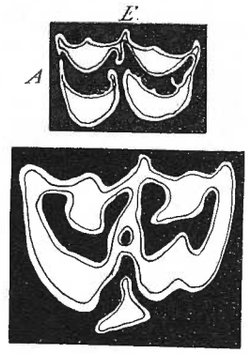


FIG. 9. — En haut, molaire supérieure gauche d'Ovidé, adulte. En bas, molaire supérieure gauche de grand Bovidé, adulte-stade abrasé. — *A*. Côté antérieur. — *E*. Côté externe.

Pour montrer la présence du tubercule cingulaire interne surajouté chez le grand Bovidé, et son absence chez l'Ovidé. G. N.

Au contraire de ce qu'on observe dans la série précédente, on ne constate point ici dans les formes qui, comme le *Caïnotherium*, ont encore conservé en partie, aux molaires supérieures, leur série de tubercules intermédiaires de décalement vers l'avant par rapport à la série externe et à la série interne de cette série intermédiaire; il ne se constitue pas ici, non plus, de série intermédiaire de tubercules de nouvelle formation; mais le cingulum produit du côté interne, aux molaires supérieures, et, du côté externe, aux molaires inférieures un petit tubercule nouveau et surajouté dont l'importance est généralement en rapport avec la taille somatique de l'animal (2) : très développé chez les grands Cervidés actuels, il l'est beaucoup moins chez les petits; présent chez les grands Bovidés, il est absent chez les Ovidés (voir fig. 9).

Enfin, on ne voit pas dans cette série, comme dans la précédente, de multiplication des tubercules dans le sens antero postérieur.

3° SERIE BUNO-SELENODONTE ETEINTE

Cette série est habituellement considérée comme étant, en quelque sorte, intermédiaire entre les deux autres. Elle l'est seulement en ce sens que la séléno-

(1) Voir : M. FRIANT, *loc. cit.*, 1932; R. ANTHONY, *loc. cit.*, 1935.

(2) Voir au sujet de la complication des dents en rapport avec la taille somatique : M. FRIANT, *loc. cit.*, 1932; R. ANTHONY et M. FRIANT, *Théorie de la dentition jugale mammalienne*. II. *Essai sur l'évolution de la molaire à partir du début des temps tertiaires*. Paris, Hermann, 1936 (en cours de publication).

dontie existe mais tout en étant moins accusée que dans la série qui aboutit aux Ruminants : cependant, à tous les autres points de vue, les molaires des animaux de cette série sont semblables à celles des animaux de la série précédente.

Par exemple, ici non plus, il n'y a pas de décalement vers l'avant, au moins d'une manière très sensible, des tubercules intermédiaires qui semblent aussi disparaître en commençant par l'antérieur.

Notons que la molaire supérieure du *Xiphodon gracile* Cuv., de l'Éocène supérieur de Paris, qu'on classe généralement dans cette série éteinte à côté de l'*Anoplotherium*, se rapproche très étroitement des Ruminants actuels par sa sélénodontie très accusée et aussi par la présence du tubercule cingulaire interne de nouvelle formation.

Nous pensons que la série buno-sélénodonte ne se différencie que très peu de la série sélénodonte.

CONCLUSIONS

La théorie dentaire à l'exposé et à la justification de laquelle nous avons consacré, depuis 1930, un grand nombre de publications (1), nous permet donc, comme on peut le voir d'après ce court résumé, d'interpréter la dentition des Ongulés artiodactyles et de rendre compte de son évolution possible et même probable.

La théorie trituberculaire contre laquelle nous nous élevons et qui, comme l'on sait, visant à une reconstitution réelle de l'évolution, n'est point à vrai dire une théorie, est au contraire incapable de faire entrer dans son cadre la dentition des Ongulés artiodactyles, ainsi que d'ailleurs celle de beaucoup d'autres groupes mammaliens.

L'interprétation de la molaire du *Phacochoerus*, par exemple, était jusqu'ici réputée comme constituant un problème à peu près insoluble. Dans son mémoire sur le Cinquantenaire de la Trituberculie 1934 (2), Gregory se borne à donner les noms de paracone, métacone, protocone et hypocone à quatre tubercules de cette molaire choisis arbitrairement (voir fig. 5).

---

(1) La liste complète en est donnée en appendice dans l'ouvrage en cours de publication cité ci-dessus : R. ANTHONY et M. FRIANT, *Théorie de la dentition jugale mammalienne*. II. *Essai sur l'évolution de la molaire à partir du début des temps tertiaires*. Paris, Hermann, 1936.

(2) W. K. GREGORY, *A half century of Trituberculy. The Cope-Osborn Theory of Dental Evolution, with a revised summary of molar evolution from Fish to Man*. (PROCEED OF THE AMERICAN PHILOSOPHICAL SOCIETY, vol. LXXIII, n° 4, april 1934. Voir fig. 61, p. 283.)

REMARQUES SUR QUELQUES CARACTÈRES ADAPTATIFS CHEZ LES *LORICARIIDAE* (Poissons Téléostéens)

PAR

Louis GILTAY (Bruxelles).

I. — INTRODUCTION

1. Les *Loricariidae* constituent une famille de Poissons Téléostéens hautement *spécialisés* à plus d'un titre.

Ils réunissent un *nombre assez considérable d'espèces, toutes dulcicoles.*

L'aire de dispersion de la famille, limitée à l'Amérique du Sud et à l'Amérique centrale, est homogène et relativement peu étendue par rapport au nombre d'espèces et par rapport à l'aire de dispersion d'autres familles d'Ostariophyses.

Ne connaissant, à l'heure actuelle, aucune espèce de *Loricariidae* fossile, on peut conclure, par ce qui précède, que l'on a affaire à une série de formes d'*apparition relativement récente.* Il est vraisemblable qu'une meilleure exploration des terrains tertiaires de l'Amérique du Sud viendra combler cette lacune paléontologique, les *Loricariidae,* par leur squelette fortement ossifié et leur carapace externe osseuse, étant particulièrement fossilisables, d'autant plus qu'ils n'ont vraisemblablement pas toujours vécu uniquement d'une vie torrenticole. Signalons, néanmoins, que dans d'autres continents, où l'exploration paléontologique a été plus poussée et a révélé une riche faune ichthyologique, on n'a trouvé actuellement aucune forme à rapprocher des *Loricariidae.* Cette constatation me paraît utile à signaler. Elle rend d'autant plus vraisemblable notre hypothèse qui considère les *Loricariidae* comme des formes, non seulement d'apparition récente, mais également relativement *localisées.*

2. En examinant les caractères de *spécialisation* (bouche, forme du corps, rostre, organes respiratoires) des *Loricariidae,* caractères qui *semblent* adaptés à la *vie généralement torrenticole* de ces Poissons, on est frappé par la grande variété qui les affecte, du moins dans leurs détails morphologiques.

En éthologie animale, comme en palaeobiologie, pour démontrer la valeur adaptative d'une forme, on est tenté de ne choisir, à titre exemplatif, qu'une seule

espèce, souvent la plus démonstrative, dans tout un groupe systématique. On y est généralement forcé, soit par l'étendue des matériaux pris en considération, soit, au contraire, par la pauvreté en nombre des espèces dont on peut disposer.

Il m'a semblé intéressant, en utilisant les *Loricariidae*, qui constituent néanmoins, comme nous l'avons vu, un groupe fort homogène, de faire d'eux un examen plus détaillé, comparant entre elles les différentes espèces de la famille que j'avais à ma disposition ou au sujet desquelles la littérature était suffisamment explicite pour ce que j'en désirais savoir. Dès l'abord, j'ai été frappé par la diversité et par la complexité des problèmes que l'on entrevoit en utilisant pareille méthode.

II. — APERÇU SYSTEMATIQUE

1. Les *Loricariidae* ont fait l'objet, en 1904, d'une importante et excellente monographie par C. TATE REGAN (1).

Ainsi qu'il arrive généralement après la publication d'un pareil travail systématique, de nombreuses espèces furent décrites dans la suite. Actuellement on n'en connaît pas moins de 25 genres, comprenant environ 378 espèces.

Il m'a paru intéressant d'en dresser le compte, afin de montrer quels sont les genres les plus riches en espèces. Il va de soi que l'exploration ichthyologique de l'Amérique du Sud a été plus ou moins indifférente dans le choix des espèces récoltées, au point de vue de leur place dans la taxonomie. Le tableau ci-après reflète ainsi, approximativement, l'importance proportionnelle des principaux genres. Pour plus de précision, il serait utile de pouvoir faire une revision complète de toute la famille, afin de comparer entre elles les espèces anciennes et les espèces nouvellement décrites et juger ainsi de la validité systématique des dernières — voire des genres dans lesquels elles ont été incorporées ou que l'on a créés pour elles. Mais ce travail considérable sortirait du cadre limité de cette note.

Tableau du nombre d'espèces de Loricariidae.

	Avant **1904**	**1904**	Après **1904**
Acanthicus SPIX.	1	1	2
Acestridium HASEMAN.	—	—	1
Ancistrus GILL.	29	31	60
Astroblepus HUMBOLDT. (=*Arges* C. V.)	12	20	42
Chaetostomus TSCHUDI.	10	15	22
Corymbophanes EIG.	—	—	1

(1) REGAN (C. TATE), *A Monograph of the Family Loricariidae*. (TRANS. ZOOL. SOC. LONDON, XVII, Part III, 1904, pp. 191-350, pl. IX-XXI.)

	Avant 1904	1904	Après 1904
Farlowella EIG. et EIG.	6	7	17
Hemiodontichthys BLKR.	2	2	2
Hemipsilichthys EIG. et EIG.	1	1	4
Hypoptopoma GTHR.	6	6	7
Kronichthys M. RIB.	—	—	1
Lithogenes EIG.	—	—	1
Lithoxus EIG.	—	—	1
Loricaria L.	33	40	67
Neoplecostomus EIG. et EIG.	1	1	1
Otocinclus COPE.	8	9	25
Otothyris MYORS.	—	—	1
Oxyloricaria BLKR.	7	10	19
Panaque EIG. et EIG.	4	4	7
Plecostomus GRON.	24	26	72
Pseudacanthicus BLKR.	4	4	5
Pseudotocinclus NICHOLS.	—	—	1
Stoneiella FOWLER.	—	—	1
Upsilodus M. RIB.	—	—	1
Xenocara REG.	9	12	17
Nombre total d'espèces...	157	189	378

2. En se servant des tableaux dichotomiques de C. TATE REGAN (2), basés sur la comparaison de caractères morphologiques externes, les seuls réellement pratiques en taxonomie, on peut, en y intercalant les genres créés dans la suite, se faire une idée des relations systématiques des différents genres :

I. Partie supérieure du corps généralement protégée par des plaques osseuses, jamais *entièrement* nue.

A. Pédicule caudal comprimé, cylindrique ou modérément déprimé.

a. Partie transverse inférieure des coracoïdes et des clavicules non exposée.

§. Abdomen nu ou plus ou moins complètement couvert par de petites écailles granuleuses, jamais comme chez les *Neoplecostominae* : *Plecostominae*.

α. Corps toujours plus ou moins couvert d'écailles osseuses véritables.

X. Première plaque de la série latérale inférieure, postérieure à la plaque temporale, avec laquelle la seconde n'est pas en contact.

(2) *Op. cit.*, 1904.

x. Prémaxillaires à peu près aussi longs que les dentaires et avec à peu près le même nombre de dents.

1. Opercule et interopercule petits et non mobiles indépendamment.

+. Nageoire adipeuse présente.

o. Côtés et dos couverts de plaques osseuses.

y. Rostre granuleux jusqu'au bord.

Plecostomus GRONOW.

yy. Marge du rostre nue.

z. Dents simples ou lobulées.

Hemipsilichthys EIG.

zz. Dents bifurquées.

Upsilodus M. RIB.

oo. Côtés et dos généralement nus, quelques plaques près de la queue.

Lithogenes EIG.

+. Nageoire adipeuse absente.

Corymbophanes EIG.

2. Interopercule plus ou moins mobile, généralement orné d'épines ou de soies.

+. Rostre granuleux jusqu'au bord.

o. Dents nombreuses, bifides.

Ancistrus KNER.

oo. Dents peu nombreuses, spatulées.

Panaque EIG. et EIG.

++. Marge du rostre nue.

o. Bouche large, la longueur du rameau mandibulaire à peu près égale à la largeur de l'espace interorbitaire; partie nue du rostre pas très large, sans tentacules.

Chaetostomus TSCHUDI.

oo. Bouche modérée ou étroite, la longueur du rameau mandibulaire considérablement plus courte que la largeur de l'espace interorbitaire; partie nue du rostre large ou ornée de tentacules.

Xenocara REGAN.

xx. Premaxillaires beaucoup plus courts que les dentaires et avec moins de dents.

1. Premaxillaires fermement unis.

Pseudacanthicus BLKR.

2. Premaxillaires non unis, très courts.

Lithoxus EIG.

XX. Deux premières plaques de la série latérale inférieure au-dessous de la plaque temporale et en contact avec elle au-dessus.

Acanthicus SPIX

et *Kronichthys* M. RIB. (3).

(3) Nous plaçons ce genre près d'*Acanthicus*, avec doute.

β. Corps épineux, sauf la surface inférieure de la tête, les côtés inférieurs de l'abdomen et le ventre qui sont nus. Dents relativement peu nombreuses.

Stoneiella FOWLER.

§§. Abdomen avec une grande plage régulière, presque carrée, de petites plaques granuleuses, nu de côté, antérieurement et postérieurement : *Neoplecostominae.*

Neoplecostomus EIG. et EIG.

b. Partie transverse, inférieure des coracoïdes et des clavicules exposée, apparaissent comme deux paires de plaques qui s'étendent entre les bases des pectorales : *Hypoptopomatinae.*

§. Plaques temporales imperforées. Yeux placés très bas.

Hypoptopoma GÜNTHER.

§§. Plaques temporales perforées comme un crible.

α. Pas de carènes sur la tête.

Otocinclus COPE,
Pseudotocinclus NICHOLS.

β. Tête ornée de remarquables carènes.

Otothyris MYERS.

B. Pédicule caudal fortement déprimé, large, allongé; parties transverses inférieures des clavicules et des coracoïdes non exposées : *Loricariinae.*

a. Dents, dans les mâchoires, en nombre modéré ou réduit, non sétiformes; une entaille orbitaire plus ou moins apparente.

§. Rostre arrondi ou pointu, non ou très peu allongé.

Loricaria **L.**

§§. Rostre fortement allongé.

Hemiodontichthys BLKR.

b. Dents, dans les mâchoires, nombreuses, sétiformes; orbite circulaire, sans entaille distincte.

§. Dorsale opposée aux ventrales.

Oxyloricaria BLKR.

§§. Dorsale opposée à l'anale.

α. Extrémité du rostre non élargie.

Farlowella EIG.

β. Extrémité du rostre élargie en disque, pourvue de longues épines.

Acestridium HASEMAN.

II. Corps entièrement nu : *Argiinae.*

Astroblepus HUMB. (= *Arges* C. V.)

3. Au point de vue *éthologique,* les *Loricariidae* sont généralement considérés comme de parfaits *torrenticoles.* Dans son remarquable travail sur la faune torrenticole, HORA (4) dit textuellement à leur égard :

« The *Loricariidae* of South America constitute a family of remarkable Siluroid fishes, which are found only in the clear waters of the hill-streams. The various subfamilies and genera show a series of gradual modifications by which these fishes have managed to establish themselves in swift currents. Unlike the other Siluroid fishes

(4) HORA (SUNDER LAL), *Ecology, Bionomics and Evolution of the torrential Fauna, with special reference to the organs of a attachment.* (PHILOS. TRANS. ROY. SOC. LONDON, sér. B, vol. 218, pp. 171-282, pl. 15-18, 1930), p. 239.

they are covered with a bony armour of scutes, which are spinose, with the spines directed posteriorly. In narrow crevices among rocks there is no doubt that these spines help the animal in fixation. The form is depressed and the paired fins are horizontally placed. The outer ray of the lateral fins is flattened and is provided on the ventral surface with strong retroverted spines for grappling on to the substratum. The mouth is on the ventral surface, considerably behind the tip of the snout, and is bordered by extensive lips, which are closely studded with adhesive tubercles.

» In the *Loricariidae* the entire surface is covered with scutes, but life in swift currents demands a closer application of the ventral surface to the substratum and consequently the scutes on the under surface are gradually reduced. The function of fixation is thus shifted from the middle of the fish to the extremities, and in response to this the outer ray of the paired fins is greatly flattened and is segmented. In the specialized forms it becomes very flexible, at least in its distal portion. »

Comme nous le verrons plus loin, il y a là un certain nombre de généralités qui se vérifient certes pour quelques espèces de la famille, mais qui ne peuvent s'appliquer à leur ensemble.

4. Hora, en analysant les différents organismes torrenticoles, conclut, d'autre part, à une série d'adaptations qui ont un double but : *résister au courant, adhérer au support.*

Ces adaptations sont réalisées par une suite de modifications morphologiques qui ont pour résultat :

a) la réduction de la taille;

b) l'acquisition d'un meilleur profil du corps, afin d'opposer une résistance moindre au courant;

c) l'augmentation du poids spécifique;

d) la fixation au support par une sécrétion adhésive, par des organes de succion et par des organes de fixation mécanique pour retenir l'organisme sur des surfaces particulièrement glissantes.

Jusqu'à quel point ces caractères adaptatifs sont-ils réalisés chez les *Loricariidae* ? Disons immédiatement qu'ils le sont à des degrés très divers.

III. — FORME DU CORPS

1. Tous les *Loricariidae* sont *dépressiformes symétriques* et réalisent ainsi un type classique d'adaptation à la *vie benthique* (5).

Néanmoins leur corps peut être déprimé à des degrés divers.

---

(5) Dollo (L.), *Poissons* (Res. voy. « Belgica », Rapports scientif. Zoologie, 1904, Anvers, 240 pages, 12 planches), p. 106.

Dollo (L.), *La Paléontologie éthologique.* (Bull. Soc. belge Géol., Paléont., Hydr., t. XXIII, 1909, pp. 377-421, pl. VII-XI), p. 393.

Abel (O.), *Die Lebensweise der altpalaeozoischen Fische.* (Verh. k. k. Zool. bot. Gesell. Wien, 1907, LVII, pp. [158]-[168]), p. [159].

Abel (O.), *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere.* (Stuttgart, 1912, 708 pages, 470 figures), p. 431,

etc.

La dépression n'atteint que la tête et plus ou moins la partie antérieure du corps, tandis que la région caudale reste plus ou moins *compressiforme symétrique* chez les genres des sous-familles suivantes :

Plecostominae;
Neoplecostominae;
Hypoptopomatinae;
Argiinae.

Chez les *Loricariinae,* au contraire, la région caudale est également dépressiforme. A cet égard, ils sont le mieux adaptés; nous verrons plus loin qu'il n'en est pas ainsi pour d'autres organes.

2. HORA ([6]) a, assez longuement, exposé quels pouvaient être les avantages mécaniques de ces différentes modifications chez les Poissons torrenticoles.

Le type le mieux adapté dans ce sens, chez les *Loricariidae,* serait celui qui est réalisé par les espèces du genre *Farlowella,* où l'allongement du rostre et l'allongement de la région caudale donnent à l'organisme un profil idéal pour résister au courant. Ce genre est-il le plus torrenticole parmi les *Loricariidae* ? On verra plus loin que certaines particularités permettent d'en douter.

3. L'allongement de la région caudale n'est pas non plus l'apanage unique du genre *Farlowella.* Nous rencontrons ce phénomène, à des degrés divers, dans d'autres genres dont l'adaptation torrenticole n'est apparemment pas aussi parfaite, du moins quant à la forme du corps.

A titre d'exemple, dans le genre *Plecostomus,* on pourrait établir la série progressive ci-après (fig. 1) ([7]) :

Plecostomus festae BLGR.
Taille : 310 mm.
[Équateur]
↑
Plecostomus cordobae GTHR.
Taille : 220 mm.
[Argentine]

Plecostomus borellii BLGR.
Taille : 180 mm.
[Bolivie]
↑
Plecostomus latirostris REG.
Taille : 260 mm.
[Brésil]

([6]) *Op. cit.*, p. 249.

([7]) Il va sans dire que nous établissons ici une simple série éthologique qui ne vise nullement à réaliser les relations phylogéniques des espèces citées.

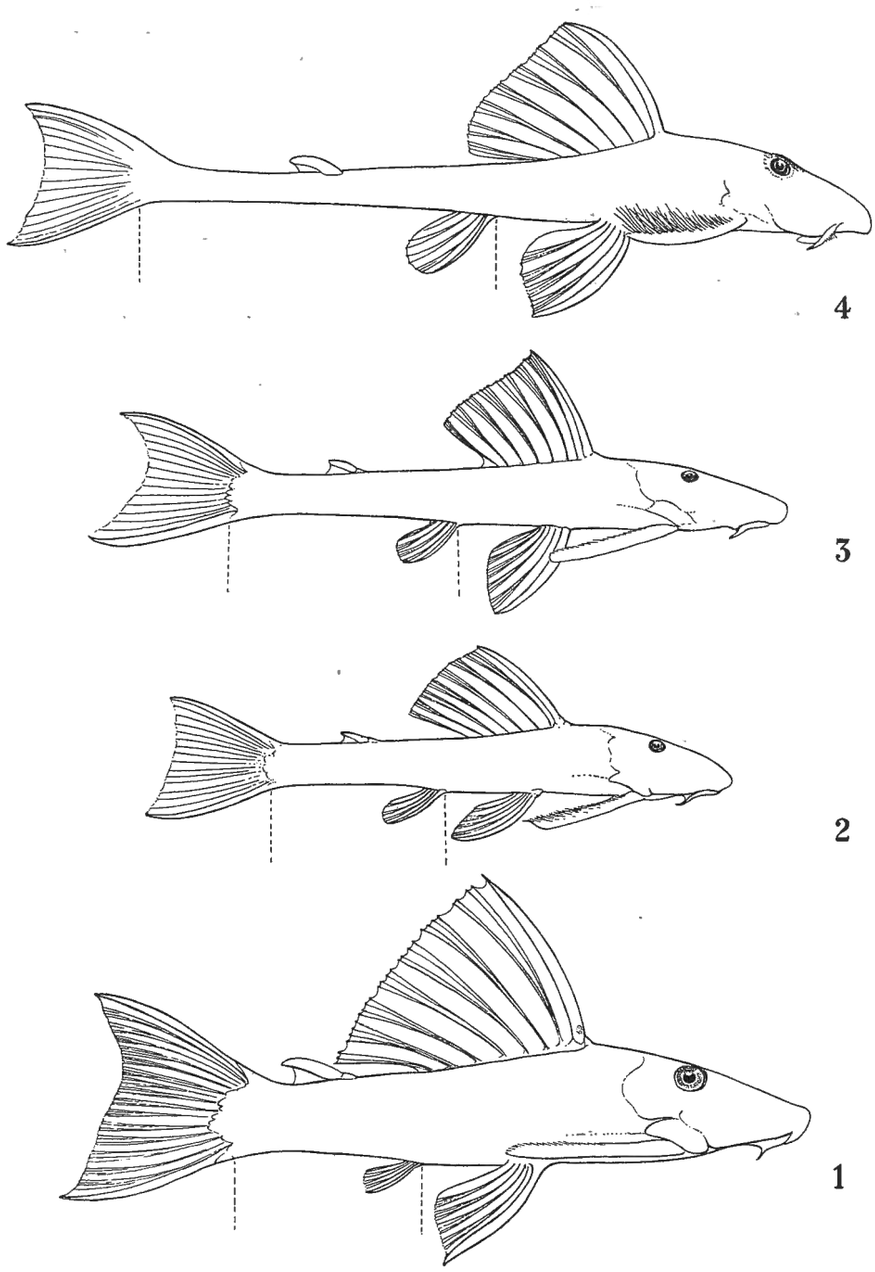


FIG. 1. — Pour montrer l'allongement de la région caudale chez certaines espèces du genre *Plecostomus*.

1. *Plecostomus latirostris* REG. (id.).
2. *Plecostomus borellii* BLGR. (id.).
3. *Plecostomus cordobae* GTHR. (id.).
4. *Plecostomus festae* BLGR. (d'après C. TATE REGAN).

Il en est de même pour les espèces du genre *Loricaria*. *Loricaria jubata* BLGR a la région caudale bien plus allongée que celle de *Loricaria latirostris* BLGR.

4. La réduction de la taille en rapport avec l'adaptation à la vie torrenticole, si bien mise en évidence par HORA pour les Poissons des torrents de l'Himalaya, s'observe-t-elle chez les *Loricariidae* ?

Si certaines formes torrenticoles sont de taille moyenne ou réduite (*Lithogenes* : 44 mm.; *Lithoxus* : 86 mm.), d'autres peuvent être relativement grandes (certains *Astroblepus* ont jusqu'à 350 mm.). Les plus grands *Loricariidae* appartiennent aux genres *Plecostomus*, *Acanthicus* et *Loricaria*. Certaines espèces peuvent atteindre jusqu'à 480 mm. de longueur, taille notable si on la compare à celle des autres Poissons vivant dans la même association. Ces constatations assez contradictoires mériteraient une vérification, notamment en examinant la taille relative de spécimens d'une même espèce, d'espèces d'un même genre, ou bien de genres différents, se trouvant dans un même cours d'eau, à des altitudes différentes.

IV. — FORME DE LA TETE

1. W. K. GREGORY a récemment attiré l'attention sur une curieuse particularité de la morphogenèse des crânes de Vertébrés. Il l'appelle *anisomérisme* (8).

Afin de bien fixer la signification de cette expression, je pense que l'on ne peut mieux faire que de transcrire textuellement l'excellente définition donnée par l'auteur lui-même (9) :

« ... I have directed attenion to the fact that during the course of evolution of any series of organisms two opposite processes of development and evolution may be observed. In the first process, which has been named *polyisomerism*, there is a budding or multiplication of some given part or parts, such as the teeth of sharks or the joints of the backbone in eels. The process has been recognized by earlier authors under such terms as « budding », « reduplication » (COPE), « metamerism » (GEGENBAUER), « rectigradation » (OSBORN, in part), « aristogenesis » (OSBORN, in part).

» In the opposite but often simultaneous process there is some emphasis or selective action among the polyisomeres, that is, there may be a local acceleration or retardation of growth rates, causing later polyisomeres to grow larger or smaller than earlier ones; or some part or axis of one of the units may become the focus of a new acceleration or retardation; this produces lop-sided polyisomeres or *anisomeres* and the process itself is called *anisomerism*. In positive anisomerism we have progressive increase of some particular part or spot; in negative anisomerism the reverse occurs.

» This process has also been recognized in part by earlier authors under such terms as « differentiation » (SPENCER), « allometry » (OSBORN, in part), « heterogony » (PÉZARD, HUXLEY, in part), « acceleration » and « retardation » (HYATT, in part). But no one of

(8) GREGORY, W. K., *On the Evolution of the Skulls of Vertebrates with special reference to heritable Changes in proportional diameters (Anisomerism)*. (PROC. NAC. AC. SC. WASH., XXI, n° 1, pp. 1-8, 1935.)

(9) *Op. cit.*, p. 1.

these terms has exactly the same content as anisomerism. Doubtless in many cases the two processes combine and intergrade but when one is familiar with typical cases the intergrades become gradually recognizable. »

2. Par ses considérations sur le polyisomérisme et l'anisomérisme, W. K. GREGORY rend compte, en somme, d'une caractéristique générale propre à la morphogenèse des organismes. A notre avis, *le développement d'un individu, soumis aux lois de l'hérédité qui lui impriment ses caractères spécifiques, n'est que le déroulement d'une suite de décharges de potentialités.* Ce déroulement est réglé, en quelque sorte, comme celui d'une pièce de feu d'artifice. Il peut présenter des retardements qui ont leur répercussion sur les décharges ou explosions suivantes. Lorsque ces variations dans les décharges de potentiel n'ont qu'une amplitude réduite, l'individu ne sort pas du cadre des variations individuelles intraspécifiques. Au contraire, lorsque leur variation est suffisamment grande, elle peut avoir des répercussions assez profondes pour influencer cette somme de caractères, résultat d'un équilibre morphologique plus ou moins stable, plus ou moins harmonieux, que l'on est convenu de considérer comme l'image d'une espèce taxonomique. La complexité de composition des organismes, à laquelle s'ajoute leur complexité de structure, est telle que le nombre de combinaisons qu'offre leur développement doit être considérable. Mais par suite même de cette grande complexité, seules quelques combinaisons sont possibles, sont viables, n'altèrent pas ou n'altèrent guère l'harmonie de l'ensemble. Ce sont ces combinaisons qui réalisent les caractères sur lesquels joue la variabilité. Tous les phénomènes de l'ontogénie, les phénomènes des lois de corrélation, de développement polyisomérique ou anisomérique de certains organes, de certaines parties d'organisme, etc., les phénomènes de senescence au sein des espèces nous paraissent mettre en évidence ce déroulement de caractères, ses variations et ses ultimes possibilités.

Généralement les biologistes ne recherchent que les *causes extérieures* qui, directement ou indirectement, peuvent influencer les organismes et avoir une répercussion sur leur morphologie. Mais n'est-il pas aussi naturel de penser que le simple jeu des combinaisons possibles de composition ou de structure, dont la réalisation ne *semble* se produire que par suite de *causes internes* inhérentes à la complexité même des organes, peut avoir quelque rôle dans le développement ? Jusqu'à quel point, à quel moment le milieu extérieur a-t-il une influence sur ces phénomènes ? Il serait malaisé de le déterminer — du moins dans la majorité des cas, lorsque les facteurs agissants sont multiples. Mais il me semble encore plus difficile d'admettre que cette influence déterminerait chez l'organisme une suite de réactions, une suite d'effets ordonnés et en quelque sorte dirigés, ayant pour résultat une adaptation parfaite, d'une part, et la création, d'autre part, de certaines séries *orthogéniques*. Ces dernières, pour autant qu'elles existent réellement et ne sont pas une simple vue de l'esprit, dues principalement à la pauvreté de nos matériaux, de nos moyens d'investigation ou de notre pouvoir de discernement, me paraissent plutôt refléter des effets dus à des affinités réelles

de structure et de composition internes, entraînant une série de combinaisons communes.

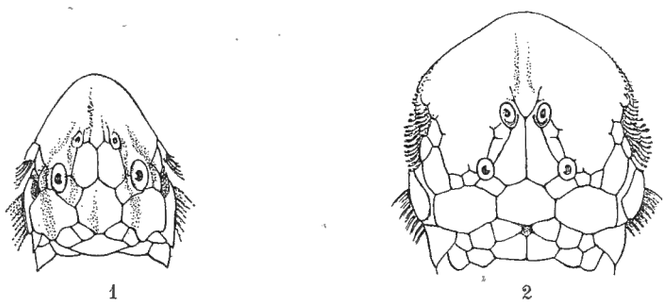
Le milieu extérieur n'intervient — et d'une façon sélective — que lorsque telle combinaison n'a plus pour l'organisme les caractères voulus de viabilité. L'image que nous nous faisons de l'évolution fait certes une large part à l'influence de ce milieu extérieur, mais nous ne désirons pas négliger les causes internes qui agissent sur elle. Comment expliquer autrement tous les cas où l'adaptation fait défaut ou est réalisée sans nécessité apparente ([10])? Comment expliquer sinon le polyisomérisme et l'anisomérisme au sein d'un même groupe, d'une même famille et, dans certains cas, d'un même genre?

3. Si l'on passe en revue les différents types de têtes de *Loricariidae*, on peut admettre, sans difficulté, qu'elles sont également atteintes d'*anisomérisme* (pl. I).

En partant d'un type généralisé à tête peltiforme régulière (*Plecostomus*), on peut passer à des formes élargies (*Ancistrus platycephalus* [BLGR.]) et à museau obtus, ou bien à des formes dont le rostre s'allonge, devient aigu (*Oxyloricaria*) et dont la partie céphalique se rétrécit (*Farlowella*).

Ces formes différentes sont-elles *toutes* des caractères adaptatifs, en rapport avec des modes de vie différents? Il nous paraît difficile de l'admettre. Nous en verrons les raisons plus loin.

4. Cet anisomérisme ne frappe pas seulement les différents genres de la famille des *Loricariidae*, mais aussi les espèces à l'intérieur d'un genre déterminé.



1 2

FIG. 2. — Pour montrer l'anisomérie de la tête au sein d'un même genre.
1. *Ancistruc oligospilus* (GTHR.) (d'après C. TATE REGAN).
2. *Ancistrus platycephalus* (BLGR.) (id.).

On en trouvera un exemple (fig. 2) en comparant *Ancistrus oligospilus* (GTHR.) et *Ancistrus platycephalus* (BLGR.). Non seulement le museau s'est considérablement élargi chez cette dernière espèce, mais les yeux ont pris une position relative différente, par rapport aux bords du rostre et aux narines.

([10]) On trouvera une série frappante d'exemples de cette nature dans l'excellent ouvrage de L. CUÉNOT, *L'Adaptation*. (ENCYCLOPÉDIE SCIENTIFIQUE, Paris, 1925.)

5. Le dimorphisme sexuel est souvent assez considérable chez les *Loricariidae*. Il affecte non seulement les soies et tentacules qui peuvent orner la tête des mâles (*Hemipsilichthys*, *Xenocara*, etc.), mais aussi la forme même du crâne. C. Tate Regan ([11]) cite à ce propos *Loricaria latirostris* Blgr, où le museau est assez notablement plus large chez le mâle que chez la femelle.

Il est curieux de constater que ce dimorphisme sexuel frappe une partie de l'organisme qui précisément présente à cet endroit des caractères adaptatifs — du moins dans l'opinion des éthologistes. Cela aurait pour conséquence de favoriser un sexe au détriment de l'autre. Il nous paraît difficile d'admettre cette éventualité dans le cas des *Loricariidae*. Nous pensons plutôt que l'amplitude de variation due au dimorphisme sexuel n'est pas assez considérable pour modifier les qualités adaptatives des organes ou parties d'organismes frappés.

6. L'aplatissement peltiforme du devant de la tête, qui s'observe chez la majorité des *Loricariidae*, a été considéré comme une adaptation à la *vie benthique* ([12]).

Les *Loricariidae* possèdent cette particularité en commun avec d'autres organismes réputés vivre dans les mêmes conditions (Limules, Trilobites, Ostracodermes, Elasmobranches rajiformes, etc.).

La disposition dorsale des yeux peut être interprétée comme une adaptation à la *vie fouisseuse*.

En est-il de même chez les *Loricariidae* et jusqu'à quel point cette adaptation est-elle réelle ? Car la vie fouisseuse est en quelque sorte exclue de la vie torrenticole, à part quelques biotopes très réduits où l'accumulation de détritus, à l'abri du courant, crée un milieu très particulier ([13]). Mais nous verrons plus loin que certaines espèces de *Loricariidae* peuvent vivre dans des conditions très différentes de celles de la vie torrenticole et que, précisément, dans ces milieux, une adaptation à une vie fouisseuse peut se comprendre.

Mais on observe chez les *Loricariidae* une particularité évolutive que Dollo ([14]) a très clairement montrée chez les Raies. Les yeux centraux peuvent redevenir marginaux lorsque l'organisme réacquiert une vie nectique.

([11]) *Op. cit.*, 1904, p. 198.

([12]) Dollo (L.), 1909, *Op. cit.*,
Abel (O.), 1907, *Op. cit.*
Abel (O.), 1912, *Op. cit.*
Dacqué (E.), *Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere.* (Berlin, 1921, 777 pages),
etc.

([13]) C'est dans ce milieu que, dans nos régions, se complaisent certaines larves d'Éphémères, notamment *Torleya belgica* Lest.

([14]) Dollo (L.), 1909, *Op. cit.*, pp. 394-395.

Retraçant l'histoire évolutive des Raies et appliquant les lois de l'irréversibilité dans l'évolution, Dollo écrit textuellement :

« ... les *yeux marginaux secondaires* n'ont pas émigré à l'extrême bord de la tête, pour récupérer la position des yeux marginaux primaires mais :

» Ou bien les *bords de la tête*, rétrécie, sont *inclinés* obliquement, et c'est sur cette déclivité que les yeux regardent latéralement : *Pristis*.

» Ou bien les *bords du disque*, échancré dans la région céphalique, se sont *rabattus* pour former les caroptères, et les yeux font ainsi saillie sur les côtés : *Ceratoptera*.

» Par conséquent, de deux manières différentes, les yeux sont redevenus marginaux sans retourner à l'état ancestral. »

On retrouve un phénomène semblable chez trois genres de *Loricariidae* :

Hypoptopoma,
Farlowella,
Acestridium.

Chez chacune des espèces de ces trois genres les yeux sont redevenus marginaux, par suite du rétrécissement de la tête, dont les bords se sont inclinés et ont en partie recouvert les marges de la face orale, réalisant ainsi le type « Pristis » cité plus haut.

Si les deux derniers genres, *Farlowella* et *Acestridium*, ont entre eux des affinités systématiques, il n'en est plus ainsi pour *Hypoptopoma*. On doit admettre qu'il y a dans le rétrécissement de la tête (phénomènes d'anisomérisme, en somme) polyphylétisme.

Mais les trois cas constituent néanmoins une nouvelle preuve de la loi de Dollo ou loi de l'*irréversibilité de l'évolution*. Notons ici que ce principe cadre parfaitement avec notre conception de combinaisons « possibles », se déroulant au cours de l'évolution. Il y trouve un fondement logique et explique parfaitement, d'autre part, pourquoi une adaptation à un même milieu est réalisée par des solutions différentes au cours de l'évolution d'un organisme donné.

7. Une dernière particularité est la formation d'un *rostre spatulé* chez *Hemiodontichthys* et *Acestridium*.

Remarquons d'abord qu'*Hemiodontichthys* n'a aucune affinité taxonomique directe avec *Acestridium*. Le premier a les yeux centraux, dorsaux; le second a les yeux marginaux, latéraux.

Mais remarquons aussi la curieuse convergence avec certains Trilobites, notamment *Lichas platyrhinus* du Silurien inférieur de la Baltique ([15]).

S'agit-il ici d'un cas d'adaptation convergente — ou bien encore, s'agit-il bien dans l'un et l'autre cas d'une véritable adaptation? Pour *Hemiodontichthys* et *Acestridium*, l'observation est possible. Elle reste malheureusement à faire.

([15]) Dacqué (E.), *Op. cit.*, 1921, pp. 281-282, fig. 108.

Au sujet d'*Acestridium*, nous savons ([16]) que « All the specimens were collected in a grassy, cool, shady, swampy creek known as Igarapé de Cachoeira Grande, near Manaos, November 30, 1909 ». Donc nullement dans un torrent. Toutefois, nous n'avons aucune indication sur l'emploi du rostre.

Les espèces d'*Hemiodontichthys* se trouvent également dans des cours d'eau dont rien n'indique le caractère torrentueux.

8. De ce premier examen il apparaît déjà clairement que *tous* les Loricariidae ne sont pas uniquement torrenticoles. Les observations que nous pourrons faire au sujet de la bouche viendront confirmer davantage cette opinion.

V. — LA BOUCHE

1. L'anatomie de la bouche des *Loricariidae* a été examinée en détail par RAUTHER ([17]).

Il en a observé le mécanisme chez *Plecostomus* et chez *Otocinclus*.

L'animal se fixe, par la bouche, à un support, de façon à ce que les dents viennent toucher celui-ci. L'eau nécessaire à la respiration branchiale afflue constamment par la bouche et filtre à travers les papilles des lèvres et à travers les dents. L'animal opère, d'autre part, une succion en réduisant le volume de sa cavité buccale. C'est ce mécanisme qui provoque l'adhésion plus ou moins grande du disque labial, sans empêcher totalement l'entrée de l'eau nécessaire à la respiration. Durant l'inspiration, le voile palatin est rabattu sur le plafond buccal et la fente operculaire est close. Durant l'expiration, au contraire, le voile palatin empêche l'eau de refluer vers l'avant et l'eau est expulsée par la partie inférieure de la fente operculaire.

2. Les détails de structure du disque buccal sont assez différents d'un genre à l'autre (pl. II).

Partons de *Plecostomus*, qui nous paraît réaliser le type le moins spécialisé. On distinguera la *lèvre supérieure* assez développée, recouvrant toute la gencive, disposée normalement et non retroussée, son bord externe plus ou moins papilleux. Près de la commissure labiale, de part et d'autre, est implanté un *barbillon* qui appartient à la lèvre supérieure. A cet endroit la lèvre subit un retroussement, son bord interne devient externe. La *lèvre inférieure*, réunie aux commissures à la lèvre supérieure, est largement étalée et découvre une partie de la gencive; retroussée, elle étale son bord interne, qui est très papilleux, vésiculeux.

([16]) HASEMAN (J. D.), *Descriptions of some new species of Fishes and miscellaneous notes on others obtained during the Expedition of the Carnegie Museum to Central South America.* (ANN. CARN. MUS., VII, 1911, pp. 313-328.)

([17]) RAUTHER (M.), *Beiträge zur Kenntnis der Panzerwelse.* (ZOOL. JAHRB. ABT. ANAT., Bd. 31, 1911, pp. 497-528, pl. 24-25.)

Chez *Hemipsilichthys*, on trouve une disposition analogue, mais la lèvre supérieure est moins développée, de façon à laisser paraître une partie de la gencive qui est papilleuse, vésiculeuse. La lèvre inférieure s'étale en large tablier. Pas de barbillons aux commissures.

Ancistrus et *Panaque* montrent le type *Plecostomus*. Les barbillons sont petits ou assez petits.

Chaetostomus a une lèvre supérieure peu développée, comme chez *Hemipsilichthys*, qui découvre la gencive qui est papilleuse. Les barbillons sont présents.

Chez *Corymbophanes*, la lèvre supérieure est peu développée et légèrement retroussée, découvrant ainsi la gencive supérieure, papilleuse. La lèvre inférieure est en tablier et papilleuse.

On observe le même processus chez *Lithogenes*, mais plus accentué. Pas de barbillons.

Xenocara présente la lèvre supérieure retroussée, papilleuse. La lèvre inférieure est en tablier. Les barbillons sont petits.

Même processus chez *Lithoxus*, où la lèvre supérieure est réduite.

Stoneiella a une disposition analogue à celle de *Xenocara*, mais le disque buccal est relativement plus petit par rapport à la taille de l'individu.

Neoplecostomus rappelle la disposition réalisée par *Lithogenes*, mais moins développée.

Hypoptopoma a la bouche relativement réduite par suite de la réduction des côtés de la tête. Elle est du type *Plecostomus*. *Otocinclus* est constitué sur le même plan, mais ici la bouche est relativement un peu plus grande, en rapport avec la réduction moins prononcée des bords de la tête et la position élevée des yeux.

On se sert précisément des caractères des lèvres de la bouche pour subdiviser les nombreuses espèces du genre *Loricaria* en quatre sous-genres :

I. — *Rhinoloricaria* Blkr. : La lèvre supérieure est retroussée, papilleuse.

II. — *Pseudoloricaria* Blkr. : La lèvre supérieure est normale, non papilleuse, mais frangée. Pour le reste, sur le type *Plecostomus*.

III. — *Loricariichthys* Blkr. : La lèvre supérieure est normale, ne porte ni franges ni papilles. La lèvre inférieure est constituée par deux coussinets. Ce type est manifestement le résultat d'une réduction.

IV. — *Loricaria, s. str.* : Les lèvres sont constituées comme chez *Pseudoloricaria*, mais on observe, en plus, des tentacules sur la lèvre inférieure.

De la bouche d'*Hemiodontichtys* on sait qu'elle a « Lips very broad, extending slightly beyond the anterior angle of the gillopening, faintly papillose, the margin variously nicked and fringed » (Eigenmann).

Oxyloricaria a la lèvre supérieure normale comme chez *Plecostomus*. Les barbillons sont petits. La lèvre inférieure est en tablier, papilleuse. Mais la bouche est relativement réduite de taille.

On trouve la même bouche, mais encore plus réduite chez *Farlowella* et chez *Acestridium*. Chez le premier genre il y a de petits barbillons, qui manquent chez le second.

Astroblepus (=*Arges*) présente une lèvre supérieure assez petite, mais la gencive est papilleuse, comme la lèvre inférieure. Les barbillons sont généralement très développés.

3. De ce simple examen il ressort clairement, tout d'abord, que le disque buccal des *Loricariidae* n'est pas toujours bâti sur le même modèle.

Chez certaines espèces, notamment chez certains *Loricaria*, il ne paraît plus être adhésif du tout. Ainsi, chez *Loricaria anus* C. V., il servirait, chez le mâle, au transport des œufs ([18]).

Nous verrons plus loin que, d'autre part, certaines espèces du genre *Plecostomus* et *Ancistrus*, à disque buccal adhésif, vivent néanmoins dans des endroits marécageux, nullement torrentiels, où vraisemblablement la bouche ne remplit aucun rôle adhésif.

Les *Loricariidae* les mieux adaptés à la vie torrenticole — du moins au point de vue de l'adhésion à des supports — sont les espèces du genre *Astroblepus* (=*Arges*) ([18]). Remarquons qu'à d'autres égards, corps moins dépressiforme, présence de barbillons assez massifs, ils sont moins bien adaptés que d'autres espèces (*Lithogenes*, *Lithoxus*, etc.) sous le même rapport. Il y a eu manifestement là un véritable chevauchement dans l'acquisition des caractères de spécialisation.

VI. — APPAREIL RESPIRATOIRE

1. Nous voulons attirer l'attention sur une dernière particularité des *Loricariidae*. Ceux-ci possèdent, en sus de leur respiration branchiale, une *respiration aérienne stomacale*. Elle a été, récemment, étudiée d'une façon très détaillée par G. S. Carter et L. C. Beadle ([19]), chez :

Ancistrus anisitsi Eig. et Kennedy, des marécages du Chaco de Paraguay;

Plecostomus plecostomus (L.) des rivières forestières de la Guyane anglaise;

Rauther ([20]) l'a décrite chez *Otocinclus* et chez *Plecostomus* sp.

([18]) Devincenzi (G. J.), *La Perpetuación de la Especie en los Peces Sudamericanos*. (Ann. Mus. Hist. Nat. Montevideo, sér. 2, t. IV, n° 2, 1933, 28 pages, pl. I-V), pp. 15-16.

([18]) Johnson (R. D. O.), *Notes on the Habits of a climbing Catfish (Arges marmoratus) from the Republic of Colombia*. (Ann. New York Ac. Sc., XXII, 1912, pp. 327-333, 4 figs.)

([19]) Carter (G. S.) and Beadle (L. C.), *The fauna of the Swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its Environment*. II. *Respiratory Adaptations in the Fishes*. (J. Linn. Soc. London, Zool., XXXVII, 1931, pp. 327-368, pl. 19-23, 5 figs.)

Carter (G. S.), *Reports of the Cambridge Expedition to British Guiana, 1933. Respiratory adaptations of the fishes of the forest waters, with descriptions of the accessory respiratory organs of Electrophorus electricus* (L.) (=*Gymnotus electricus* auct.) *and Plecostomus plecostomus* (L.) (Ibidem, XXXIX, 1935, pp. 219-233, 9 figs.)

([20]) *Op. cit.*, 1911.

2. Il va de soi qu'il ne peut s'agir ici d'une adaptation à la vie torrenticole.

En analysant le milieu, CARTER et BEADLE ont montré que pour *Ancistrus* il s'agissait d'une adaptation fort utile en rapport avec le manque presque total d'oxygène dissous dans les marécages où il vit.

Quant à *Plecostomus plecostomus* (L.), celui-ci vit dans les parties boueuses des rivières, selon les observations de CARTER. Sa respiration aérienne est également en rapport avec le manque d'oxygène dissous de ces milieux.

3. Mais n'est-il pas remarquable de trouver ces caractères adaptatifs utiles simultanément avec d'autres dont l'utilité dans pareils milieux doit être nulle ?

Cette seule constatation devrait faire écarter l'idée que les *Loricariidae* sont, à priori, *exclusivement* adaptés à la vie torrenticole.

L'étude éthologique de cette famille fera sûrement apparaître de nouveaux faits d'observation qui viendront infirmer les conclusions trop hâtives de certains auteurs.

VII. — CONCLUSIONS

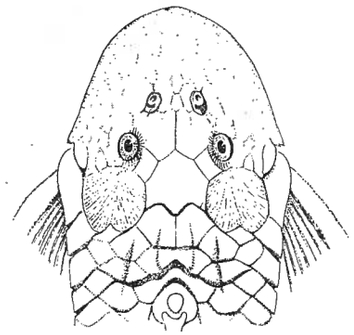
Ces quelques remarques ont montré que si les *Loricariidae* présentent des caractères adaptatifs véritables, il y a lieu, dans certains cas, de les considérer comme des *préadaptations,* dans le sens attribué à ce mot par CUÉNOT.

Il nous paraît naturel d'admettre que des Poissons organisés de la sorte aient colonisé le milieu très particulier constitué par les eaux torrentueuses et qu'ils s'y soient spécialisés. Nous avons vu, d'autre part, que cette spécialisation s'était faite, selon les genres, à des degrés divers. Mais l'on ne peut dire, à notre avis, que tous les *Loricariidae* sont des torrenticoles et que c'est la vie torrenticole uniquement qui aurait déterminé leurs caractères adaptatifs.

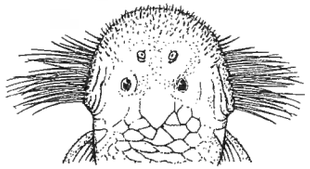
PLANCHE I

Pour montrer l'anisomérisme de la tête chez différents genres de *Loricariidae*.

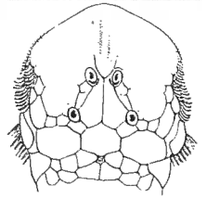
1. — *Plecostomus ternetzi* BLGR. (d'après BOULENGER).
2. — *Hemipsilichthys* sp. (Orig.)
3. — *Ancistrus platycephalus* (BLGR.) (d'après C. TATE REGAN).
4. — *Corymbophanes andersoni* EIG. (d'après EIGENMANN).
5. — *Neoplecostomus granosus* (C. V.) (d'après M. RIBEIRO).
6. — *Loricaria laticeps* REG. (d'après C. TATE REGAN).
7. — *Loricaria jubata* BLGR., ♀ (id.)
8. — *Oxyloricaria robusta* REG. (id.)
9. — *Hemiodontichthys acipenserinus* (KNER) (d'après EIGENMANN).
10. — *Hypoptopoma joberti* (VAIL.) (d'après STEINDACHNER).
11. — *Farlowella gracilis* REG. (d'après C. TATE REGAN).
12. — *Acestridium discus* HASEMAN (d'après HASEMAN).
13. — *Lithogenes villosus* EIG. (d'après EIGENMANN).
14. — *Otocinclus maculicauda* STDR. (d'après STEINDACHNER).
15. — *Astroblepus brachycephalus* (GTHR.) (d'après C. TATE REGAN).



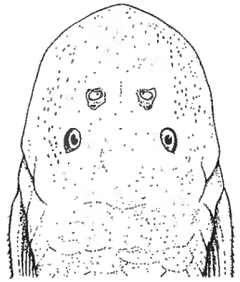
1



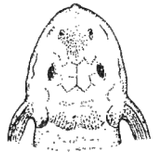
2



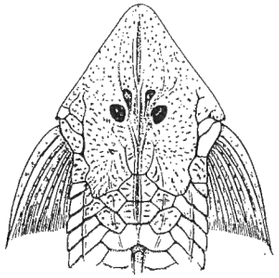
3



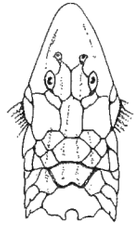
4



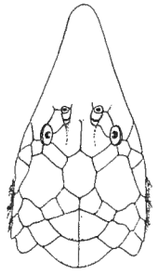
5



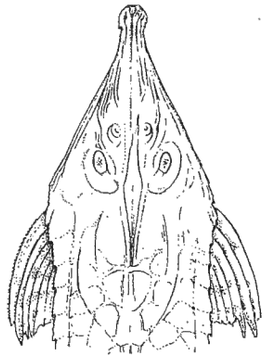
6



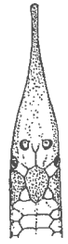
7



8



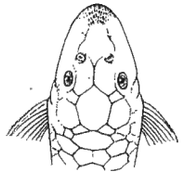
9



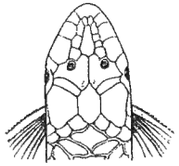
11

13

15



14



10

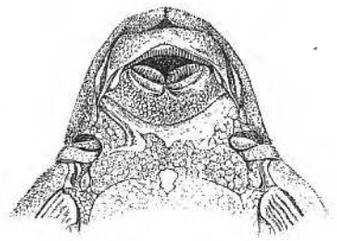
12

Pl. 1.

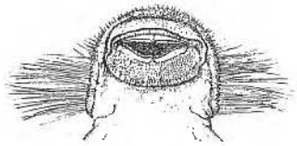
PLANCHE II

Pour montrer la structure externe de la bouche différente chez les principaux genres de *Loricariidae*.

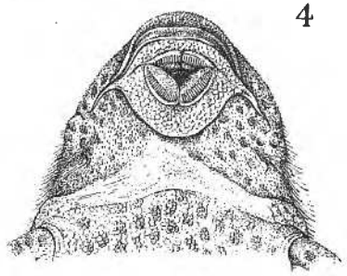
1. — *Plecostomus ternetzi* BLGR. (d'après BOULENGER).
2. — *Hemipsilichthys* sp. (Orig.)
3. — *Chaetostomus gigas* BLGR. (d'après BOULENGER).
4. — *Neoplecostomus granosus* (C. V.) (d'après EIGENMANN).
5. — *Corymbophanus andersoni* EIG. (id.)
6. — *Ancistrus daguae* EIG. (id.)
7. — *Panaque plecostomoides* EIG. (id.)
8. — *Loricaria* (*Rhinoloricaria*) *latirostris* BLGR. (d'après C. TATE REGAN).
9. — *Loricaria* (*Loricariichthys*) *labialis* BLGR. (id.)
10. — *Loricaria* (*Pseudoloricaria*) *punctata* REG. (id.)
11. — *Loricaria* (*s. str.*) *simillima* REG. (id.)
12. — *Lithogenes villosus* EIG. (d'après EIGENMANN).
13. — *Lithoxus lithoides* EIG. (id.)
14. — *Stoneiella leopardus* FOWLER (d'après FOWLER).
15. — *Oxyloricaria lyra* REG. (d'après C. TATE REGAN).
16. — *Farlowella gracilis* REG. (id.)
17. — *Acestridium discus* HASEMAN (d'après HASEMAN).
18. — *Otocinclus maculicauda* STDR. (d'après STEINDACHNER).
19. — *Hypoptopoma joberti* (VAIL.) (id.)
20. — *Xenocara cirrhosa* (C. V.) (Orig.)
21. — *Astroblepus brachycephalus* (GTHR.) (Orig. GROSSI).



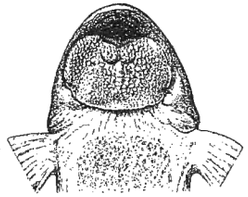
1



2

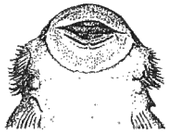


3

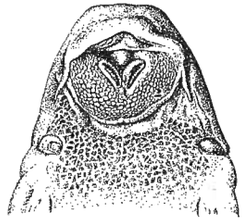


4

5

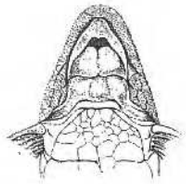


6



7

8

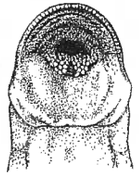


9

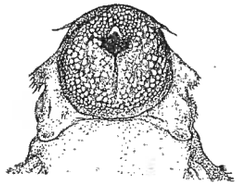
10

11

20



12

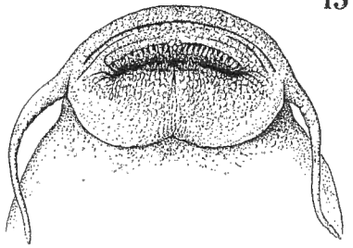


13

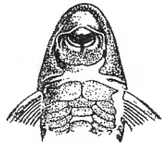
14

15

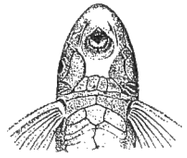
16



21



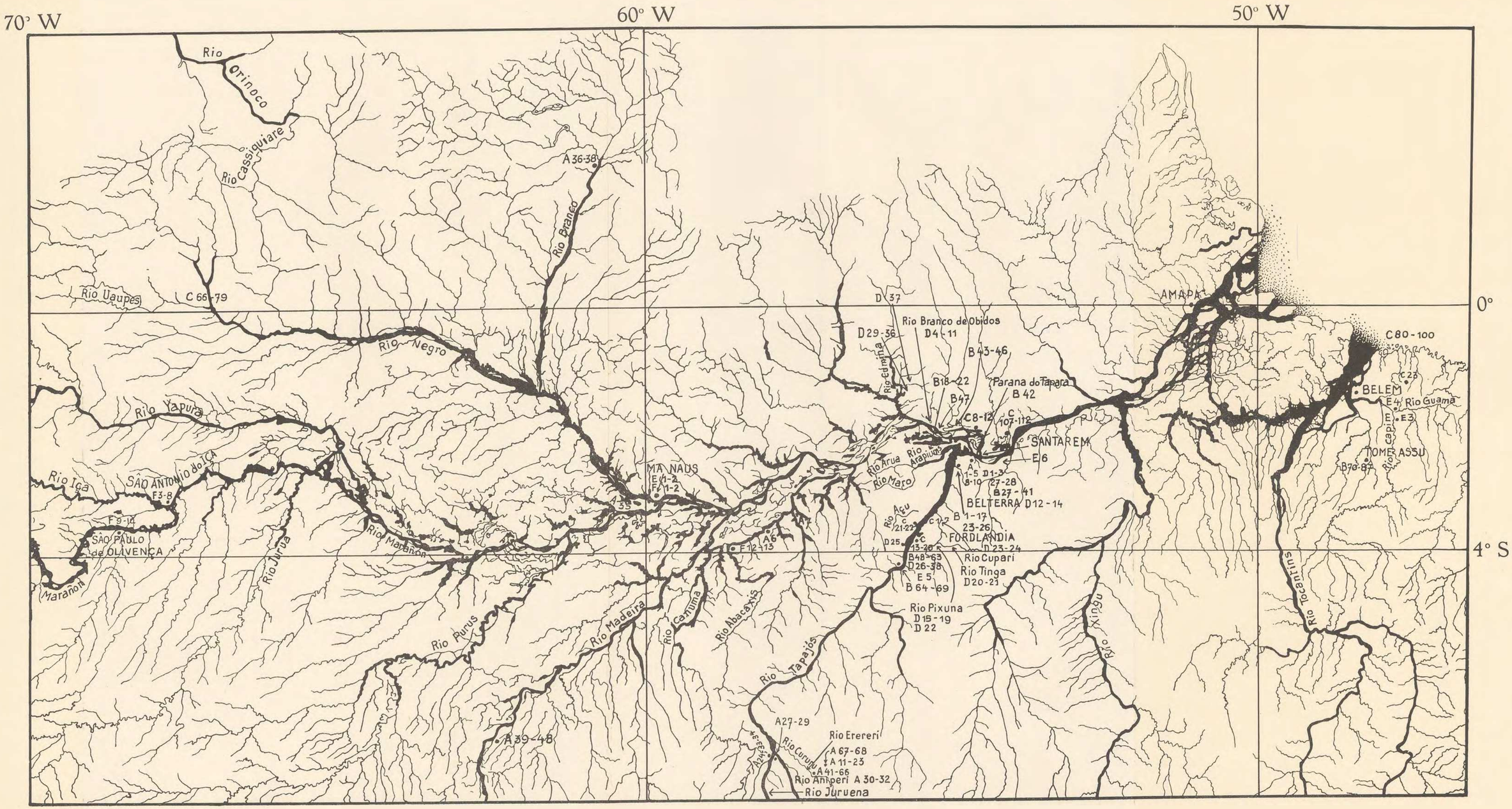
18



19

17

Pl. II.


70° W
60° W
50° W
0°
4° S
Rio Orinoco
Rio Cassiquiare
Rio Uaupes
C 66-79
A 36-38
Rio Branco
Rio Negro
Rio Yapura
Rio Iça
SÃO ANTONIO do IÇA
F3-8
F 9-14
SÃO PAULO de OLIVENÇA
(Marañon)
Rio Jurua
Rio Marañon
MANAUS
E 1-3
F 1-2
A 35
A 6
F 12-13
Rio Purus
Rio Madeira
Rio Abacaxis
Rio Canuma
A 39-48
D 37
D 29-36
Rio Branco de Obidos
D 4-11
Rio Curima
B 43-46
B 18-22
B 47
C 8-12
C 107-112
Parana do Tapara
B 42
SANTAREM
E 6
Rio Arua
Rio Arapiuns
Rio Maro
A 1-5
B 6-10
D 1-3
27-28
B 27-41
BELTERRA
D 12-14
Rio Acu
C 21-22
C 1-2
B 1-17
23-26
D 25
C 13-20
FORDLANDIA
D 23-24
B 48-63
D 26-38
E 5
B 64-69
Rio Cupari
Rio Tinga
D 20-21
Rio Pixuna
D 15-19
D 22
Rio Tapajos
Rio Xingu
A 27-29
Rio Ererei
A 67-68
A 11-23
A 41-66
Rio Curuna
Rio Anaperi
A 30-32
Rio Juruena
AMAPA
C 80-100
C 25
BELEM
E 4
Rio Guama
E 3
Rio Capi
TOMBADOR
B 70-87
Rio Tocantins

A l'éminent zoologiste belge

PAUL PELSENEER

en témoignage de profonde reconnaissance

et de respectueuse admiration

HISTOIRE DE LA CLASSIFICATION DES MOLLUSQUES

PAR

Aug. LAMEERE (Bruxelles).

Je dédie à mon ami PAUL PELSENEER ce mémoire que j'ai écrit pour montrer la part prépondérante prise par ce naturaliste passionné de l'étude des Mollusques à l'édification de nos connaissances sur l'évolution de ces Animaux.

En Biologie, la *Classification* est la représentation de la généalogie des êtres vivants, c'est le résumé de leur phylogénie. Ce point de vue n'a pu être introduit dans la Science qu'avec la théorie transformiste, et l'on doit à LAMARCK le premier arbre généalogique du Règne animal. Antérieurement, les classifications sont de simples groupements empiriques souvent heureux du fait de rapprochements s'imposant avec évidence, parfois cependant très erronés par suite de connaissances peu approfondies.

Il n'est pas question de classification dans cette période héroïque de la science dont nous sont restées les œuvres d'ARISTOTE. L'*Histoire des Animaux* du philosophe grec est un essai de Biologie animale où les différents Animaux ne sont pas étudiés systématiquement pour eux-mêmes, comme le ferait un zoologiste aujourd'hui, mais en vue d'une synthèse des phénomènes anatomiques, physiologiques et éthologiques qu'ils présentent, avec une préoccupation dominante de la connaissance de l'Homme plutôt que de celle de la nature. Les Animaux y sont groupés commodément et ingénieusement, mais souvent d'une manière très superficielle. C'est ainsi que, parmi les Animaux soi-disant dépourvus de sang (les Invertébrés de LAMARCK), les Mollusques de la classification actuelle sont distribués en deux catégories : celle des Μαλάκια, ne comprenant que les Céphalopodes, et celle des Ὀστρακόδερματα, où sont réunis aux Oursins les Mollusques à coquille univalve ou bivalve.

PLINE n'ajoute rien à ARISTOTE, mais crée le terme d'*Histoire naturelle*; il qualifie les Invertébrés à coquille de *Testacea* et les Céphalopodes de *Mollia*. L'adjectif *molluscus* n'est appliqué par PLINE et par d'autres auteurs latins

qu'au fruit du pêcher et à une loupe de l'érable, *mollis* étant au contraire un terme très répandu, signifiant en principe flexible, mais appliqué à tout ce qui est mou, au propre et au figuré.

Les premiers traducteurs ou commentateurs d'Aristote au moyen âge, Albert le Grand et Vincent de Beauvais, entre autres, emploient, comme Pline, le terme de *Mollia* pour désigner les Μαλάκια. A la Renaissance, Ed. Wotton, dans son ouvrage : *De differentiis animalium libri decem*, publié à Paris en 1552, appelle encore *Mollia* le groupe des Céphalopodes, et *Testacea* les coquillages; il en est de même d'Aldrovande dans *De reliquiis animalibus exsanguibus* (1606).

Ce n'est, semble-t-il, qu'en 1650 que les *Mollia*, toujours dans l'acception d'Aristote et de Pline, furent baptisés *Mollusca* par Jonston dans son *Historia naturalis de exsanguibus Aquaticis*. Il est probable que cet auteur avait emprunté la nouvelle appellation au terme *molluschi* appliqué par les Italiens aux Céphalopodes, terme provenant sans doute de la basse latinité.

Avec le *Systema naturae* de Linné, l'idée s'introduit en Biologie de la possibilité de classer les êtres vivants d'une manière objective, mais nous ne sommes encore que dans une phase théologique de ce point de vue, car, pour Linné, classer les organismes c'est chercher à retrouver l'esprit dans lequel un dieu les aurait créés.

L'expression de *Mollia* est désormais oubliée, et nous voyons figurer dans le *Systema naturae* le terme de *Mollusca*, mais ces Mollusques de Linné forment, parmi ses *Vermes*, un groupe qui est un véritable salmigondis comprenant, outre des Céphalopodes, des Actinies, des Tuniciers, des Limaces, un Ptéropode, des Polychètes, des Méduses et des Échinodermes. Dans la classe des Vers, un autre ordre est appelé *Testacea* et comprend les Invertébrés à coquille, Multivalves (*Chiton*, *Lepas* et *Pholas*), Bivalves et Univalves (ceux-ci avec addition des genres *Argonauta*, *Nautilus*, *Serpula*, *Teredo* et *Sabella*).

En 1756, Guettard, dans un mémoire présenté à l'Académie des Sciences de Paris, fit le premier ressortir la nécessité de classer les espèces d'après les animaux qu'ils renferment, et Adanson, dans son *Histoire naturelle du Sénégal* (1757), où il ne parle que des *Coquillages*, fit intervenir l'anatomie dans la classification et rapprocha les Limaces des Testacés. C'est ce que fit aussi Geoffroy dans son petit *Traité des Coquilles terrestres et fluviatiles des environs de Paris* (1766).

Nous voyons alors Pallas, en 1767, dans ses *Spicilegia zoologica*, critiquer la classification de Linné et déclarer que des Animaux de même organisation ne devaient pas, sous prétexte de la présence ou de l'absence d'une coquille, être placés dans des ordres différents : il dénonce l'affinité des Seiches et des Limaces avec les Testacés, des Ascidies avec les Bivalves, des Serpules avec les Aphrodites.

S'appuyant sur la manière dont Bruguière avait déjà, en 1789, dans le *Dictionnaire encyclopédique*, modifié la classification de Linné, Lamarck, dans ses

premiers cours, faits en 1794, au Muséum d'Histoire naturelle de Paris, admit une classe des Mollusques au sens où l'entendait PALLAS, et la mit en tête de ses *Animaux sans vertèbres*, avant les Insectes, les Vers, les Échinodermes et les Polypes.

La voie était ainsi ouverte à G. CUVIER, à qui on doit d'avoir, en établissant une classification anatomique, fait entrer la Zoologie systématique dans une phase nouvelle, qu'il faut cependant qualifier encore de métaphysique, vu le rejet de la théorie de l'évolution; à CH. DARWIN revient, en effet, l'honneur d'avoir fait entrer la Biologie dans sa phase positive. En 1795, dans son mémoire *Sur une nouvelle division des Animaux à sang blanc*, le restaurateur de l'Anatomie comparée fit des Mollusques un des quatre embranchements dans lesquels il distribuait le Règne animal, se basant sur la disposition du système nerveux formé de quelques ganglions distribués irrégulièrement dans l'organisme. Il plaçait, comme LAMARCK, les Mollusques immédiatement après les Vertébrés, ainsi qu'ARISTOTE l'avait fait pour les Céphalopodes, et il les partageait, dans son *Règne animal*, en *Céphalopodes*, *Ptéropodes*, *Gastéropodes*, *Acéphales*, *Brachiopodes* et *Cirrhopodes*.

En 1822, DE BLAINVILLE débaptisa les Mollusques pour en faire un embranchement des *Malacozoaires*; adversaire de l'idée soutenue par CUVIER de l'irréductibilité de structure des divers embranchements, il constituait un sous-embranchement des *Malentozoaires*, formé des Polyplacophores et des Cirripèdes, qu'il considérait comme étant deux types intermédiaires entre les Mollusques et les Articulés.

Dès 1810 cependant, les Cirripèdes, que CUVIER mettait encore avec les Mollusques en 1830, en étaient séparés par STRAUSS, puis par LAMARCK en 1816; ce n'est qu'en 1830 que J. V. THOMPSON fit connaître leur larve, et en 1834, BURMEISTER les incorporait définitivement aux Crustacés.

Il fallut plus de temps encore avant que les Brachiopodes et les Tuniciers soient éliminés de l'embranchement des Mollusques.

H. MILNE-EDWARDS, en 1837, avait réuni les Bryozoaires aux Tuniciers, et, en 1843, avait fait de ce groupement un sous-embranchement des *Molluscoïdes* qu'il laissait parmi les Mollusques. HUXLEY, en 1853, à la suite des recherches de HANCOCK, associa les Brachiopodes aux Molluscoïdes, et, en 1855, il partagea les Molluscoïdes en deux groupes, comprenant l'un les Brachiopodes et les Bryozoaires, l'autre les Tuniciers. En 1871, H. MILNE-EDWARDS maintenait encore les Brachiopodes parmi les Mollusques du groupe des Acéphales, dont les avait séparés cependant CUVIER. Et, en 1874, LACAZE-DUTHIERS essayait de démontrer que les Tuniciers avaient une organisation pouvant être ramenée à celle des Lamellibranches. Dès 1866, les recherches embryologiques de KOWALEWSKY avaient pourtant montré que les Tuniciers se rapprochaient des Vertébrés, et, en 1876, nous voyons CLAUS élever les Molluscoïdes et les Tuniciers au rang d'embranchements complètement indépendants de celui des Mollusques.

Désormais le groupe des Mollusques est pur de tout alliage étranger, car DUJARDIN, en 1830, avait établi la véritable nature des Foraminifères, que le conchyologiste BREYN associait en 1732 aux Céphalopodes, erreur partagée en 1798 par CUVIER.

ORIGINE DES MOLLUSQUES

LAMARCK croyait encore à la génération spontanée; il admettait une origine distincte pour les Végétaux et les Animaux; bien plus, il rattachait les Animaux à deux productions différentes : les Infusoires et les Vers intestinaux. Ces derniers avaient engendré les autres Vers et l'ensemble de ce que VON SIEBOLD devait appeler plus tard les Arthropodes; les Infusoires étaient les ancêtres des Polypes, ceux-ci des Radiaires (Méduses et Échinodermes), d'une part, de l'autre, des Ascidies; des Ascidies étaient issus les Acéphales, qui avaient donné naissance aux Mollusques céphalés. Le fondateur de la théorie de l'évolution ne s'explique pas sur l'origine des Vertébrés, qu'il a cependant plutôt une tendance à rapprocher des Annélides.

Il faut arriver en 1866, avec l'apparition de la *Generelle Morphologie der Organismen*, de HAECKEL, pour voir se continuer l'initiative de LAMARCK d'élaborer une généalogie des êtres vivants. HAECKEL transfigure la Biologie systématique en y introduisant la notion de Phylogénie, et, en ce qui concerne les Mollusques, il les considère comme dérivant des Plathelminthes. Cette opinion était plausible à cette époque encore chaotique, où l'on ne comprenait pas ce qu'est le cœlome, et où l'on pouvait rapprocher les Mollusques des Turbellariés à cause du grand développement du mésenchyme. LANG, KORSCHELT et HEIDER, PLATE, THIELE, HESCHELER s'en sont tenus à cette hypothèse, et THIELE la maintient encore en 1925 dans le chapitre consacré aux Mollusques dans le grand *Handbuch der Zoologie de* KÜKENTHAL. C'est aussi l'opinion à laquelle est arrivé NIERSTRASZ (1910), à la suite de ses recherches sur les Amphineures.

A. GIARD fut le premier, en 1876, à rapprocher les Mollusques des Annélides; il réunissait ces deux groupes aux Brachiopodes, aux Bryozoaires et aux Rotifères, pour en constituer un embranchement des *Gymnotoca*, caractérisé par la larve trochosphère, la présence d'organes segmentaires et l'absence de membranes embryonnaires. Divers auteurs : HATSCHEK, SALENSKY, BALFOUR, FOL, ED. PERRIER, ROULE, ont émis une opinion semblable, mais ils sont restés dans le vague et se sont bornés à considérer la trochosphère comme la souche des Annélides et des Mollusques, et à chercher dans les Rotifères l'ancêtre commun de ces Animaux.

Il est étrange de voir, en 1891, VON IHERING considérer les Mollusques comme diphylétiques, sans rencontrer d'écho d'ailleurs; il proposait de disjoindre l'embranchement en *Platymalakia*, renfermant les Ischnopodes (Opisthobranches + Pulmonés) et les Ptéropodes, descendant des Plathelminthes, et en *Arthromalakia*, comprenant tous les autres Mollusques, et issus des Annélides.

En réponse en quelque sorte à von Ihering, Paul Pelseneer a précisé, dans un mémoire *Sur la classification générale des Mollusques* (Bull. scient. France et Belgique, XXIV, 1892), les affinités des Mollusques avec les Polychètes errantes, écartant tout rapprochement avec les Turbellariés. Il faisait valoir, notamment, chez ces derniers l'absence d'anus, la constitution des organes génitaux hermaphrodites très différents de ceux des Mollusques les plus archaïques, la structure du système nerveux. Les affinités des Mollusques avec les Polychètes s'affirment, au contraire, par la larve, l'organisation du système nerveux, la structure des yeux, la présence de corps gustatifs cyathiformes dans la partie antérieure du tube digestif de certaines Polychètes et des Mollusques les plus primitifs; la manière identique dont naissent les spicules chez les Chétopodes et chez les Amphineures; la présence chez certaines Polychètes de dents cornées pharyngiennes qui peuvent être assez semblables aux dents de la radula des Mollusques; la ressemblance que présentent les cténidies des Mollusques avec les branchies des *Eunice* quant à leur situation et à leurs relations avec le système circulatoire; l'identité des néphridies dans les deux groupes par leurs rapports, leur disposition et leur fonctionnement; l'organisation des organes génitaux et la séparation des sexes commune aux Polychètes et à tous les groupes de Mollusques archaïques. Pelseneer concluait donc que les *Eunicides* sont les formes de la nature actuelle se rapprochant le plus des Mollusques, et qu'il serait injustifié d'affirmer *a priori* que la polybranchialité des Chitons (existant aussi chez les Nautiles) et la métamérie de leur coquille soient des acquisitions secondaires.

Depuis lors, Storck a démontré, en 1912, que les Amphinomides, les plus primitives des Polychètes errantes, offrant, comme les Eunicides, un caecum ventral pharyngien homologue à la poche de la radula des Mollusques, avaient, comme les Amphineures, un système nerveux tétraneure.

Le débat sur l'origine des Mollusques est d'ailleurs dominé par le problème du cœlome.

Disons d'abord que l'on doit à Ray Lankester (1885, 1893, 1900) d'avoir fait progresser beaucoup la question en démontrant que le cœlome et le système circulatoire sont deux formations tout à fait indépendantes, et qu'il faut considérer le péricarde des Mollusques comme de nature cœlomique.

On s'est plu, en général, à considérer la cavité secondaire du corps des Cœlomates comme ayant pris peu à peu naissance chez les Animaux bilatéraux, les Turbellariés en étant encore dépourvus et étant par conséquent des formes inférieures, les Mollusques ayant un cœlome encore peu développé et représenté par le péricarde, les Chétopodes et les Vertébrés, au contraire, ayant un cœlome complet. Il y aurait donc eu gradation ascendante dans l'évolution du cœlome.

Mais cette théorie s'est montrée impuissante à nous expliquer l'origine des Mollusques, pas plus d'ailleurs que celle des Chétopodes ou des Vertébrés; il en est autrement de celle, mise au jour par Éd. Van Beneden, que les Cœlomates descendent d'Anthozoaires, en particulier de Cérianthaires, chez lesquels les loges

mésentériques se seraient séparées de la cavité digestive pour constituer des cavités cœlomiques. Celles-ci, disposées par paires, sont sujettes à s'oblitérer dans l'évolution, par la production d'un abondant mésenchyme, et elles peuvent être réduites à une glande génitale et à un péricarde chez les Mollusques, à des gonades seulement chez les Plathelminthes. Ces derniers sont donc des formes supérieures se rattachant probablement aux Hirudinées et ne pouvant à aucun titre avoir donné naissance aux Mollusques; ceux-ci ne peuvent descendre que de formes à cœlome complet, et les Polychètes seules se trouvent dans ces conditions.

Mentionnons, à titre de curiosité, l'opinion de Rauther (1905), qui donne comme ancêtres aux Mollusques les Gordiacés, et celle de Günther (1907), qui va chercher l'origine des Mollusques dans les Chétognathes. De telles aberrations, qui méconnaissent totalement le point de vue éthologique, sont de nature à jeter du discrédit sur la Phylogénie, science conjecturale, comme l'Histoire, c'est entendu, mais pouvant contribuer puissamment à nous faire comprendre les chefs-d'œuvre de l'évolution.

En 1933, dans le tome III de mon *Précis de Zoologie*, je disais que le Mollusque nous apparaît comme une Polychète adaptée par sa radula au râpage des Algues dans une vie côtière, le pied, hypertrophie de la paroi de l'actinopharynx du Cérianthaire, ancêtre des Cœlomates, constituant un organe d'adhérence, et le manteau, avec sa coquille, servant de cloche protectrice dans le balancement des marées.

AMPHINEURES

Après avoir fait partie du groupe des Multivalves parmi les Vers de la catégorie des Testacés, dans la classification de Linné, les Chitons furent incorporés par Lamarck et Cuvier aux Gastéropodes et rapprochés des Patelles, à cause de leurs branchies, comme l'avait déjà fait Adanson. L'on a vu que de Blainville, en 1821, les dénommant *Polyplaxiphores* (expression que l'on a généralement conservée sous la forme de *Polyplacophores*, de préférence à celle de *Loricata*, proposée par Schumacher en 1817), les avait séparés des Mollusques pour en faire, avec les Cirripèdes, un groupe de transition entre les Mollusques et les Articulés. En 1877, H. von Ihering créa la classe des *Amphineures*, terme faisant allusion à la structure du système nerveux, pour les *Polyplacophores* et les *Aplacophores*. Ces derniers, appelés *Solénogastres* par Gegenbaur en 1878, comprenaient les genres *Chaetoderma* et *Neomenia*. *Chaetoderma* avait été décrit en 1844 par Lovén et considéré comme appartenant aux Holothuries, à cause de ses corpuscules calcaires; le genre avait été rapproché des Siponculides par Diesing et des Priapulides par Keferstein. *Neomenia*, décrit en 1875 par Tullberg, fut envisagé par celui-ci comme formant une transition entre les Vers et les Mollusques, et par Leuckart comme se rapprochant des Chitons. H. von Ihering vit dans les Amphineures des Vers, mais il se rallia plus tard à l'opinion de la majorité des

zoologistes qui en firent soit une classe spéciale des Mollusques, soit une forme de Gastéropodes, tout en admettant que les Aplacophores sont plus archaïques que les Polyplacophores.

Hypnotisés en quelque sorte par l'idée que les Mollusques dérivent des Turbellariés, THIELE, en 1895, et PLATE, en 1901, allaient jusqu'à casser le groupe des Amphineures, mettant les Aplacophores à part, comme formes ancestrales, et réunissant les Polyplacophores aux autres Mollusques.

PELSENEER, au contraire, avait, en 1890, plaidé en faveur de l'idée que les Aplacophores ne pouvaient pas être considérés comme étant des types primitifs, que ces soi-disant formes de transition entre les Vers et les Mollusques devaient avoir subi, par convergence, notamment une réduction encore plus accentuée du pied que *Chitonellus*; contrairement à ce qu'avaient admis THIELE et HUBRECHT, PELSENEER soutenait que *Chitonellus* dérivait de *Chiton*, et que non seulement, ainsi que l'avait supposé HALLER en 1883, les Chitonides et les Aplacophores devaient être envisagés comme deux branches ayant divergé d'un même ancêtre commun, mais, ainsi que WIREN le proposait en 1892, que les ancêtres des Aplacophores devaient avoir ressemblé d'une manière générale à des Chitons. D'après ce que nous devons supposer actuellement sur l'origine des Mollusques, il est évident que les Polyplacophores doivent précéder dans la classification les Aplacophores, contrairement à ce qu'a admis NIERSTRASZ en 1910. Sans pouvoir admettre que les Chitons aient donné naissance aux Aplacophores, nous devons les considérer cependant comme ayant le mieux conservé l'organisation générale du Mollusque primitif; bien que l'Amphineure primordial dut vraisemblablement avoir dans le manteau de simples spicules calcaires dérivant des soies de la Polychète ancestrale, des huit plaques dorsales des Polyplacophores connus, les sept plaques du métasome témoignent, selon toute probabilité, de l'existence d'autant de somites en arrière du lobe préoral recouvert par la première plaque; au 5e segment (6e plaque) correspondraient les organes segmentaires génitaux avec les cténidies prégénitales, et au 6e, les organes segmentaires rénaux avec les cténidies prérénales; les cténidies postrénales accuseraient un segment correspondant à la partie antérieure de la dernière plaque, dont l'extrémité appartiendrait au téléon (LAMEERE, 1933).

GASTÉROPODES

En 1804, CUVIER sépara les *Ptéropodes* de la classe des Gastéropodes, qu'il avait créée en 1795. Cette scission fut maintenue dans la suite, et plusieurs auteurs, HUXLEY, dès 1853, par exemple, voulurent rapprocher les Ptéropodes des Céphalopodes, pensant que les tentacules des uns étaient homologues à ceux des autres, et que les nageoires des Ptéropodes étaient représentées par l'entonnoir chez les Céphalopodes. En 1883 même, RAY LANKESTER proposait de réunir les deux classes.

On doit à PELSENEER d'avoir définitivement démontré, en 1888, que les tentacules des Ptéropodes sont céphaliques, alors que ceux des Céphalopodes sont pédieux, que les lobes parapodiaux des uns n'ont rien à voir avec l'épipodium des Mollusques et par conséquent avec l'entonnoir des Céphalopodes, que les Ptéropodes sont des Gastéropodes pélagiques de la catégorie des Opisthobranches; bien plus, que les Ptéropodes sont diphylétiques, les Thécosomes étant des Bulloïdes et les Gymnosomes des Aplysioïdes.

PELSENEER établissait aussi, en 1889, que les prétendus Ptéropodes de l'Ère primaire, les *Conularia*, entre autres, ne pouvaient à aucun titre être considérés comme appartenant à ce groupe de Gastéropodes.

Auparavant, les *Hétéropodes*, séparés des Gastéropodes en 1812 par LAMARCK, y avaient été réintégrés, comme étant des Taenioglosses pélagiques, par MÖRCH, en 1866; en 1894, PELSENEER les opposait aux autres Cténobranches, qu'il baptisait du terme de *Platypodes*; mais en 1906, il partageait en Platypodes et Hétéropodes les Taenioglosses.

Par contre, les Gastéropodes, avant d'avoir été épurés des Chitons, le furent aussi des *Scaphopodes*, que DE BLAINVILLE y avait introduits en 1819 et qui en furent expulsés en 1857 par LACAZE-DUTHIERS.

CUVIER partageait, en 1817, les Gastéropodes en *Nudibranches*, *Inférobranches* (*Phyllidia*), *Tectibranches*, *Pulmonés*, *Pectinibranches*, *Scutibranches* et *Cyclobranches*. En 1846-1848, H. MILNE-EDWARDS opposait aux Pulmonés les Branchifères et partageait ceux-ci, d'après la position des branchies, en *Prosobranches* (comprenant les Pectinibranches, les Scutibranches et les Cyclobranches de CUVIER) et en *Opisthobranches* (avec les Nudibranches, les Inférobranches et les Tectibranches). Un pas de plus dans la voie de la synthèse fut accompli en 1881 par SPENGEL, qui réunit, comme l'avait déjà fait MÖRCH en 1866, utilisant le terme d'*Androgynes*, les Pulmonés aux Opisthobranches et aux Ptéropodes sous la dénomination d'*Euthyneures*, et appela les Prosobranches *Streptoneures*, ceux-ci ayant le système nerveux croisé, les autres l'ayant décroisé.

C'est à tort, comme l'a démontré PELSENEER, que VON IHERING, trompé par les apparences, a cru pouvoir partager les Streptoneures en *Chiastoneures* et *Orthoneures* : il n'y a pas d'Orthoneures, c'est-à-dire de Streptoneures chez lesquels les commissures viscérales ne formeraient pas de chiasma.

PELSENEER n'eut pas de peine non plus à prouver qu'une nouvelle classification des Gastéropodes due à LACAZE-DUTHIERS (1888), et basée exclusivement sur la conformation du système nerveux, était tout à fait artificielle.

En ce qui concerne les Streptoneures, on doit à SCHWEIGGER (1820) d'avoir remplacé les expressions vicieuses de CUVIER, de Pectinibranches et de Scutibranches, en celles de *Cténobranches* et d'*Aspidobranches*.

TROSCHEL, dès 1856, constate que les Prosobranches présentent des différences dans la structure de la radula et les répartit en *Docoglosses*, *Rhipidoglosses*, *Taenioglosses*, *Pténoglosses*, *Rachiglosses* et *Toxiglosses*, ces deux derniers groupes réunis en celui des *Sténoglosses*.

En 1866, Mörch croit pouvoir classer l'ensemble des Mollusques suivant qu'ils offrent une ou deux oreillettes, et parmi ses *Monotocardes* il classe les Cténobranches, parmi ses *Diotocardes* les Aspidobranches.

La phylogénie des Streptoneures a été admirablement débrouillée par Bouvier (1887). De son étude ressort la classification moderne de ces Gastéropodes. Ceux-ci comprennent deux catégories : les Aspidobranches et les Cténobranches. Les premiers, qui sont Diotocardes, se partagent en Rhipidoglosses et Docoglosses, les autres, Monotocardes, en Taenioglosses et Sténoglosses (Rachiglosses et Toxiglosses).

Thiele, en 1925, préfère grouper les Prosobranches en *Archaeogastropoda* (les Aspidobranches), *Mesogastropoda* (les Taenioglosses) et *Stenoglossa*. La classification est à la fois une science et un art, comme l'écrivait Lamarck; par conséquent, elle ne doit pas dans sa forme faire se perdre la notion de descendance : les Sténoglosses doivent continuer à être réunis aux Taenioglosses en un groupe des Cténobranches. Dans le même ordre d'idées, dans mon *Précis de Zoologie* (1933), j'ai rattaché les Sténoglosses aux Doliacés, dont ils dérivent, et j'ai partagé les Cténobranches, d'après la structure de la trompe, en *Acremboliques* et *Pleuremboliques* (Doliacés et Buccinacés ou Sténoglosses), me servant des expressions d'Amaudrut (1898).

Les *Euthyneures* ont la moitié droite du complexe palléal, amenée à gauche par la torsion chez leur ancêtre Streptoneure, ramenée secondairement à droite, la cténidie morphologiquement droite ayant passé en arrière du cœur; on pourrait croire qu'ils doivent se rattacher aux Cténobranches, ceux-ci ayant aussi perdu la moitié morphologiquement gauche du complexe palléal, mais l'unique branchie des Opisthobranches et leur radula sont d'un type ne pouvant être ramené qu'à ceux des Aspidobranches, et c'est par conséquent des Trochomorphes, comme l'a montré Pelseneer, que les Euthyneures doivent être issus. Il est étonnant de voir Thiele (1926) donner à ceux-ci comme ancêtres les Pyramidellides, Cténobranches sans mâchoires ni radula, sous prétexte d'hermaphrodisme et d'une ressemblance de leur coquille avec celle d'*Actaeon*, le plus archaïque des Euthyneures de la nature actuelle.

Les *Opisthobranches* ont continué à être classés en *Tectibranches* et *Nudibranches*, après immersion dans les Nudibranches, par Duméril, en 1806, du genre *Phyllidia*, dont Cuvier avait fait un groupe des Inférobranches. Mais, comme les Nudibranches dérivent manifestement des Pleurobranchomorphes et que dans la classification les ancêtres doivent aller avec leurs descendants, j'ai partagé les Opisthobranches en *Tectibranches* et *Phanérobranches*, ceux-ci comprenant les *Pleurobranchiés* et les *Nudibranchiés*.

La classification des *Pulmonés* a probablement trouvé sa forme définitive par la création des deux termes de *Basommatophores* et *Stylommatophores* par A. Schmidt, en 1855.

En 1883, dans le remarquable article qu'il a consacré aux Mollusques dans l'*Encyclopédie britannique*, Ray Lankester a qualifié les Gastéropodes d'*Aniso-*

pleures, expression faisant allusion à l'asymétrie de ces Animaux, asymétrie résultant de la torsion ayant permis au pied de dépasser l'emplacement primitif de l'anus et de s'étendre en longueur au delà de la masse viscérale. Les Gastéropodes actuels doivent évidemment descendre de formes symétriques à pied court, et nous devons nous demander si parmi les fossiles il n'y aurait pas de ces *Isopleures*. Les *Bellérophontes* du Primaire, que DENYS DE MONTFORT (1808) plaçait dans les Céphalopodes, à cause de leur ressemblance avec la loge initiale de ceux-ci, que DESHAYES (1831) associait aux Hétéropodes et que DE KONINCK (1882) introduisit dans les Aspidobranches, ne témoignent-ils pas, par leur coquille symétrique, pourvue d'une large ouverture transversale à grande échancrure marginale, d'une structure devant nous les faire considérer comme étant peut-être des Isopleures? C'est l'hypothèse que j'émettais en 1933, en appelant l'attention sur le fait que les *Odontomorphes* (*Hyolithes*, *Tentaculites*, *Conularia*) appartenaient peut-être aussi à cette catégorie.

SCAPHOPODES

Le genre *Dentalium*, rapproché des Serpules par LINNÉ et encore par CUVIER et LAMARCK, fut placé en 1819 par DE BLAINVILLE parmi les Gastéropodes, non loin des *Fissurella*, en une catégorie spéciale des *Cirrhobranches*, et, en 1825, DESHAYES confirma par l'anatomie qu'il s'agissait bien d'un Mollusque. En 1857 parut une monographie magistrale du genre due à LACAZE-DUTHIERS, qui créa pour lui la classe des *Solénoconques*, distincte des Gastéropodes, et que l'auteur tendait à rapprocher des Bivalves. Dans la suite, par esprit de symétrie, le terme de *Scaphopodes* créé pour le groupe par BRONN, en 1862, a été universellement adopté.

BIVALVES

C'est encore à PELSENEER que nous devons la découverte des directives de la classification de la classe des Mollusques à laquelle LINNÉ avait conservé, parmi ses Vers testacés, la dénomination très ancienne de *Bivalves* et n'y avait ajouté aucun élément étranger. En 1795, CUVIER crée le terme d'Acéphales pour l'ensemble des Mollusques bivalves, des Tuniciers, des Brachiopodes et des Cirripèdes, mais en 1806, il en sépare les Brachiopodes. Pour ceux-ci, DE BLAINVILLE, en 1817, invente l'appellation de *Palliobranches*, les opposant aux autres Bivalves, qu'il dénomme *Lamellibranches*. Ce n'est qu'en 1820 que GOLDFUSS donne au groupe la dénomination, très usitée dans la suite, de *Pélécypodes*.

PELSENEER a montré, en 1889, que toutes les classifications imaginées pour classer les Bivalves, et principalement celles basées sur la structure de la coquille, étaient étrangères à l'évolution véritable du groupe, les phénomènes de convergence y étant encore plus fréquents que chez les autres Mollusques. Il en était ainsi pour la classification de LAMARCK en *Dimyaires* et *Monomyaires*; de WOOD-

WARD en *Asiphonés* et *Siphonés*; de D'ORBIGNY en *Pleuroconques* et *Orthoconques*, en *Intégripalléales* et *Sinupalléales*; de NEUMAYR en *Taxodontes*, *Hétérodontes* et *Desmodontes*; de LOVÉN d'après les perforations du manteau; de VON IHERING d'après les otocystes; de RAWITZ d'après le développement plus ou moins grand des ganglions viscéraux; de FISCHER d'après le nombre des branchies.

PELSENEER a pu classer avec succès les Bivalves d'après la complication plus ou moins grande de la structure des branchies, et, en 1891, il publia l'impressionnant travail dans lequel il les distribue en *Protobranchiés*, *Filibranchiés*, *Pseudolamellibranchiés*, *Eulamellibranchiés* et *Septibranchiés*.

Les Pseudolamellibranchiés descendant des Filibranchiés et n'étant pas les ancêtres des Eulamellibranchiés, j'ai proposé, en 1905, de réunir ces deux groupes sous la dénomination de *Mésobranchiés*, et j'ai appelé *Métabranchiés* l'ensemble des Eulamellibranchiés et des Septibranchiés, ces derniers étant des Eulamellibranchiés dérivant du groupe des Anatinacés. En 1933, j'ai même incorporé les Septibranchiés aux Anatinacés, et j'ai opposé aux Protobranchiés tous les autres Bivalves, réunis en un groupe des *Lamellibranchiés* et répartis en Mésobranchiés et Métabranchiés.

CÉPHALOPODES

Création de CUVIER, cette classe, débarrassée des Foraminifères par DUJARDIN, fut divisée par OWEN en *Tétrabranchiaux* et *Dibranchiaux*, dans le travail qu'il publia en 1832 sur l'anatomie du Nautile, ce dernier ayant été reconnu en 1705 comme étant parent de la Seiche, par RUMPH.

Tout le monde était d'accord pour voir dans les Ammonites des Tétrabranchiaux, lorsque MUNIER-CHALMAS, en 1873, s'avisa que la loge initiale des Ammonites était différente de celle du Nautile et ressemblait à celle de *Spirula*. Il crut de ce fait pouvoir rattacher les Ammonites aux Dibranchiaux. L'on pouvait *a priori* trouver singulier que des organismes recouverts d'une coquille et aussi volumineux que durent l'être les Ammonites n'auraient eu qu'une seule paire de branchies. Le géologue français ignorait que le Nautile est exceptionnel parmi les Céphalopodes à coquille externe, en ce sens que la loge initiale de celle-ci est chez lui atrophiée, de sorte qu'on ne voit plus qu'une cicatrice là où les Orthocératides, les Ammonites et *Spirula* offrent une tigelle, le prosiphon, rattachant le siphon au fond de la loge initiale qui perdure.

CLASSIFICATION DES MOLLUSQUES

Les cinq classes en lesquelles se partagent les Mollusques : Amphineures, Gastéropodes, Scaphopodes, Bivalves et Céphalopodes, sont actuellement reconnues par tous les zoologistes, et il s'agit d'établir leurs rapports généalogiques et de savoir comment il faut les grouper.

En 1876, GIARD voulait opposer les Céphalopodes à tous les autres Mollusques, et, en 1890, PELSENEER partageait cette manière de voir, son argument principal étant le fait, démontré définitivement par lui en 1888, que le pied, sous forme de tentacules, entoure complètement la tête chez les Céphalopodes.

HUXLEY, en 1877, proposait, à cause de l'absence de radula, de séparer les Bivalves du reste des Mollusques, et il fut suivi, en 1891, par RAY LANKESTER qui donna à ces deux groupes les noms de *Lipocephala* et *Glossophora*.

En 1889, HATSCHEK opposait les Amphineures aux *Conchifères*, groupe dans lequel il rangeait tous les autres Mollusques. Cette proposition peut être admise, car les Amphineures représentent vis-à-vis du reste de la classe ce que les Monotrèmes sont par rapport aux autres Mammifères, le système nerveux en témoignant immédiatement.

Parmi les Conchifères, nous pouvons opposer les Céphalopodes à tous les autres; j'ai groupé ces derniers en 1927 sous la dénomination d'*Archéopodes*.

Nous pouvons partager les Archéopodes en *Univalves* et *Bivalves*, les Univalves comprenant les Gastéropodes et les Scaphopodes; ces derniers, considérés par LACAZE-DUTHIERS comme voisins des Bivalves, ont été au contraire reconnus en 1892 par PLATE et par PELSENEER comme se rattachant aux Gastéropodes primitifs : on peut y voir une forme spécialisée des Gastéropodes du groupe des Isopleures, comme les Bivalves en sont une autre.

Voici donc, comme conclusion, le tableau de la classification des Mollusques que j'ai fait figurer en 1931 dans la 2e édition de mon *Abrégé de la Classification zoologique*, et en 1933 dans le tome III de mon *Précis de Zoologie* :

- Amphineures
  - Polyplacophores
  - Aplacophores
- Conchifères
  - Archéopodes
    - Univalves
      - Gastéropodes
      - Scaphopodes
    - Bivalves
      - Protobranchiés
      - Lamellibranchiés
  - Céphalopodes
    - Tétrabranchiaux
    - Dibranchiaux

QUELQUES OBSERVATIONS SUR L'ANGUILLULOSE DES *HYDRANGIA* ET SON TRAITEMENT

PAR

J. H. SCHUURMANS STEKHOVEN Jr (Utrecht).

Il y a cinq ans, j'ai fait, sur l'anguillulose d'un *Hydrangia*, quelques observations qui me semblent importantes pour l'horticulture. Je ne les ai pas encore publiées, parce que j'espérais faire des expérimentations complémentaires plus étendues sur les relations entre l'hôte et le parasite. Comme mes autres études ne me permettent pas de poursuivre ce but, je livre maintenant à la publicité les résultats de mes études, bien qu'ils soient incomplets. Mais je suis certain d'avoir trouvé une idée intéressante à poursuivre et j'espère que d'autres, qui disposent de plus de temps et d'une meilleure opportunité que moi, y trouveront un stimulant pour résoudre ce problème.

Au mois de juillet 1930, l'Inspecteur du « Plantenziektenkundige Dienst » des Pays-Bas, M. J. Dikstaal, m'apportait une grande plante d'*Hydrangia* bien développée, dans un baquet. Cette plante souffrait visiblement d'anguillulose, ce qui se manifestait par des taches brunes ou des points brunâtres sur certaines feuilles. D'autres feuilles présentaient des taches brunes irrégulières disposées le long des veinules, caractère typique de la maladie. Les feuilles infectées contenaient quantité de Nématodes appartenant tous à l'espèce *Tylenchus dipsaci*; les tiges étaient renflées aux nœuds.

Vers le 15 juillet, la plante fut transportée à la forcerie du Jardin botanique de l'Université d'Utrecht, et M. Romijn en prit bien soin. Dans la forcerie, la température normale s'élève à 73° Fahrenheit. Mais, pendant le temps qui a suivi le transport de la plante, il faisait très chaud au dehors et, dans la forcerie, la température atteignait jusqu'à 97°-100° Fahrenheit pendant les heures de midi.

Après environ une semaine, le 24 juillet, j'ai revu la plante : le premier fait qui me frappa, fut la vigueur saine de la plante; le nombre de feuilles brunâtres avait visiblement diminué. Les quelques feuilles encore tachetées de brun contenaient seulement un petit nombre de parasites. Les autres feuilles non

tachetées de brun, dont j'ai examiné un certain nombre, ne présentaient pas de Nématodes. Ce même jour, M. Romijn a émondé la plante et enlevé les tiges infestées.

Pendant la première moitié du mois d'août, des boutons adventifs ont poussé. J'ai coupé et planté quelques jets.

Le 29 août, les jets examinés n'étaient pas contaminés. Toutefois, la plante n'était pas encore tout à fait débarrassée des Nématodes, car deux feuilles brunâtres en contenaient.

Pendant les semaines suivantes, les jets coupés restaient tout à fait sains et la plante, dans le baquet, se portait de mieux en mieux.

Le 9 octobre, je n'ai plus trouvé de Nématodes dans la plante mère.

Pendant l'hiver, M. Romijn a placé la plante dans un cellier froid, où il ne gelait pas.

En avril 1931, j'ai réexaminé la plante : elle était tout à fait guérie et elle poussait bien.

En conséquence, pour soigner une plante dont les tiges ou les feuilles sont infestées de Nématodes, il s'agit de chauffer la forcerie où elle se trouve jusqu'à 95°-100° Fahrenheit pendant quelques heures de la journée. Ce chauffage doit être répété chaque jour pendant un temps qui doit être déterminé expérimentalement pour chaque espèce de plantes. Il peut se faire que d'autres plantes exigent des températures différentes : c'est aux expérimentateurs à trouver la moyenne convenable.

Pendant les mois de mai et de juin 1931, j'ai fait avec le même succès des expérimentations semblables sur d'autres *Hydrangia* infestés. Soumises à la méthode de traitement décrite ci-dessus, les plantes se recouvraient, le gonflement de leurs tiges disparaissait et elles formaient des jets non infestés qui pouvaient être plantés.

M. Romijn, à qui je dois des remerciements sincères pour les soins qu'il a pris de mes plantes, m'a raconté qu'un des horticulteurs des environs d'Utrecht a suivi, avec un certain succès, ma méthode de traitement de l'anguillulose chez des Chrysanthèmes atteints par l'*Aphelenchus ritzemabosi*. Le même résultat me fut confirmé par M. Dikstaal pour un autre horticulteur à qui il avait donné le conseil de suivre cette méthode.

Des études ultérieures et plus étendues promettent des renseignements scientifiques intéressants au sujet de la physiologie des Nématodes. En outre, quand la méthode sera perfectionnée, j'espère et j'attends des résultats économiques dignes d'intérêt pour les horticulteurs.

Zoologisch Laboratorium der Rijks Universiteit, Utrecht.

LA PHYLOGÉNIE POSSIBLE DES SILICODERMES

PAR

Alphonse LABBÉ (Nantes).

La phylogénie n'est pas plus actuellement à la mode, que les Mollusques, et les zoologistes de la génération montante ont autant de dédain pour celle-ci que pour ceux-là. C'est juger d'avance l'exposé qui va suivre, puisqu'il a la prétention de vouloir construire un arbre généalogique pour un groupe démodé. « Mieux vaudrait », dit Giard, « se présenter dans une soirée en tenue de chasse, que de s'aventurer à discuter un arbre phylogénique en présence d'un biologiste dernier cri. Et, cependant, qui pourrait prétendre de sang-froid que les problèmes de cet ordre sont sans importance, ou qu'ils sont résolus, ou qu'ils sont insolubles? » (1).

Et pourquoi les Mollusques sont-ils considérés par les modernes zoologistes, comme « un groupe terne » et manquant d'intérêt? « L'âme du poivre est aussi intéressante que l'âme du sucre », dit la fée Berylune dans l'*Oiseau bleu* (1).

Mais la mode est cyclique, périodique. Jean sans Terre repassera par là, et les « groupes ternes, — les branches mortes, — les vieux problèmes » ne seront pas toujours délaissés.

On aurait tort de négliger ce moyen d'études de la phylogénie, qui nous fait peut-être concevoir des mirages, mais qui est essentiellement représentatif, qui coordonne des rapports, des corrélations, des homologies, des affinités, qui plante des poteaux indicateurs montrant les croisements de routes; qui devient ainsi un faisceau d'hypothèses de travail. Il est légitime, pour nous, comme pour le Stentor, de faire des « Essays and Errors » (2); et qui sait si quelques-uns de nos poteaux indicateurs ne résisteront pas sur le sable mouvant de la phylogénie?

Or, lorsqu'un nouveau groupe vient s'intercaler dans les cadres d'une classification, il vient bousculer plus ou moins l'ordre établi, qui semblait, l'instant

(1) *De la méthode dans les sciences*, 1re série, *Morphologie*, p. 217.

(1) MAETERLINCK.

(2) JENNINGS.

d'avant, définitif, et peut aussi bien désagréger que compléter la sériation phylogénique dont nous avions patiemment et péniblement forgé les chaînes. Si cet intrus ne dérange rien, c'est que la sériation était bonne.

Paul Pelseneer a consacré une vie de travail à construire un formidable essai phylogénétique que l'on ne saurait trop admirer. Mais nous allons le mettre à l'épreuve

Je lui apporte un nouveau groupe, celui des Silicodermés, c'est-à-dire un nouveau chaînon à la chaîne des Mollusques, chaînon qui a montré des caractères si originaux et si particuliers, que j'ai dû, pour lui, créer un ordre. Les Silicodermés ne sont ni Pulmonés, ni Prosobranches, ni Opisthobranches; ils sont *Silicodermés*.

Nous nous représenterons un Silicodermé comme un Mollusque nu, dont le *notum* dorsal est séparé de la sole plantaire par un *hyponotum* ventral. La tête, bien distincte porte deux tentacules oculifères. Sur le *notum* sont des branchies ramifiées (*dendrobranchies*) ou tout au moins des tubercules à fonction respiratoire. Il possède également des yeux dorsaux, isolés ou groupés, constitués suivant deux types différents (yeux semperiens, yeux oncidiellidiens) dont l'appareil réfringent est formé de sable siliceux et qui sont peut-être sensibilisés pour les rayons ultra-violets (1).

Pas de coquille; pas de cavité palléale ni de cténidie, mais une armure de spicules siliceux. Parfois des glandes périnotales métamériques (*Oncidiella*).

Le système nerveux, euthyneure, a une chaîne viscérale formé de trois ganglions un peu asymétriques et ressemble à celui des Pleurobranchiés.

Une radula typique; quatre estomacs et trois hépato-pancréas distincts; un intestin enroulé suivant des courbes spécifiques.

Respiration branchiale ou cutanée. Cœur opisthobranche, le ventricule en avant de l'oreillette. Un rein, pris autrefois pour un poumon; deux urèthres, l'un débouchant dans le rectum, l'autre formant, entre le pied et l'hyponotum, une gouttière ciliée droite, qui fusionne dans la tête avec le canal déférent, pour aboutir au pénis. Ce rein est entouré de cavités périrénales, qui débouchent à l'extérieur par un orifice situé au-dessous de l'anus et considéré autrefois comme respiratoire (pneumostome, Athemloch). La fonction respiratoire de ces cavités est douteuse, et leur origine mal définie; elles ne correspondent pas à une cavité palléale.

Organes reproducteurs hermaphrodites; orifice femelle près de l'anus; orifice mâle à côté du tentacule droit.

Organe d'accouplement très complexe, parfois réduit à un pénis qui est en même temps un urèthre; le plus souvent formé d'un organe excitateur (*érétho-*

(1) Bien que les yeux dorsaux des Chitons soient construits sur le type *Mollusque*, et ceux des Silicodermés sur le type *Vertébré*, le développement de ces organes paraît se faire suivant le même mode.

phore) muni de dents chondroïdes et de plaquettes siliceuses; et d'un organe éjaculateur (*spermophore*) comprenant une canule chondroïde creuse et un sac musculaire propulseur; dans la paroi épithéliale du spermophore, les spermatides amenées par le canal déférent se transforment en spermatozoïdes.

Le développement n'est connu que chez *Oncidiella celtica* Cuv., où Joyeux Laffuie a constaté, chez la larve, dont le développement se fait à l'intérieur de l'œuf, la présence d'une coquille nautiloïde caduque. Le trait le plus saillant des transformations larvaires est une torsion, suivie d'une détorsion telle que l'adulte redevient presque symétrique; cette régulation est donc beaucoup plus forte que celle constatée par Pelseneer et Bouvier chez les Opisthobranches.

En dehors des caractères morphologiques que nous venons de résumer, il faut mettre en évidence la fonction siligène: un métabolisme de la silice, qui, chez eux, se substitue au métabolisme du calcium, caractéristique des autres Mollusques, et qui leur permet avec « du sable siliceux » d'édifier des organites de silice, spicules, plaquettes, sphérules, etc.

Je ne discuterai pas ici les affinités des Silicodermés; j'insisterai seulement sur le fait qu'ils n'ont aucun rapport avec les Pulmonés, auxquels les auteurs antérieurs, depuis Cuvier, les avaient incorporés. Ils se rapprochent davantage des Opisthobranches, dont ils sont cependant distincts, et surtout des Pleurobranchiés. Mais il faudra, discuter aussi leurs rapports avec les *Vaginulidae* et les *Rathousiidae*, qui, peut-être, ont été victimes des mêmes erreurs.

La phylogénie s'appuie sur des données de temps : paléontologie, ontogénèse. Encore, pour Cope, la première compte-t-elle seule. Or, nous n'avons que des renseignements vagues au point de vue embryologique et pas du tout au point de vue paléontologique. Nous allons voir cependant que, d'une façon indirecte, nous pouvons savoir que les Silicodermés ont dû apparaître au Carbonifèrien (ouralien) ou un peu postérieurement, c'est-à-dire que leur apparition serait à peu près synchrone de celle des Actaeonidés (*Actoeonina*), qui, pour Pelseneer et Bouvier, représentent la souche des Opisthobranches.

Cette donnée indirecte, nous est fournie par la Biogéographie. En effet, la distribution géographique va nous donner des indications très intéressantes et très suggestives (1).

*
* *

Nous avons le droit de supposer que les Silicodermés ont été et sont encore, pour le plus grand nombre, marins.

---

(1) Je ne ferai point l'historique de la question, que l'on trouvera exposé dans le travail de Hoffmann (1929). L'illusion de celui-ci, comme de ses prédécesseurs, Cuvier, Semper, Plate, a été de ne pas mettre en doute que les Silicodermés ne fussent des Pulmonés; toutes les conclusions dépendant de cette erreur préconçue deviennent naturellement caduques. En particulier, la méconnaissance de tous les Dendrobranchiés ôte tout intérêt aux résultats anciens, qui ne tiennent compte que des Abranchiés.

On ne connaît, en effet, que quelques espèces dulcicoles : *Oncidium typhae* Buchan., du Gange; *Elophilus Ajuthiae* Labbé, du Mei-nam (Siam); *Oncis Martensis* Plate, de Petshabury (Siam).

Comme espèces terrestres : *Semperella montana* Plate, des montagnes des Philippines; *Oncidium* (?) *Ponsonbyi* Coll., de celles de Bornéo; *Oncidium aberrans* Semper, de Singapour; *Oncis Stuxbergi* Semper, de Sambelang.

Toutes les autres espèces vivent dans la région côtière, dans la zone intercotidale, et nous sommes en droit d'admettre qu'il en fut de même autrefois.

Il est facile de constater, par le seul examen des localités habitées par les espèces des genres *Scaphis* Labbé et *Peronia* de Blainville, que la répartition des espèces de ces deux genres s'étend, depuis la mer Rouge et la côte orientale de l'Afrique, à tout l'océan Indien, la Malaisie, l'Australie et la Polynésie jusqu'à Tahiti.

Or, c'est bien là le territoire qu'occupait au Carbonifèrien l'ancien continent du *Gondwana*, qui reliait l'Amérique du Sud, l'Afrique aux Indes et à l'Australie.

Tous les Dendrobranchiés polytypiques (*Scaphis, Peronia, Paraperonia*) ont une très large répartition depuis la mer Rouge jusqu'aux îles Samoa.

Les Abranchiés (*Oncidium, Oncis, Paraoncidium, Semperella*) sont plus localisés. Mais les limites de cette répartition sont les mêmes pour tous.

Ainsi, les Silicodermés sont gondwaniens et ont la même distribution que les *Peripatus*. On prévoit alors que, lors de l'effondrement du Gondwana, ils ont trouvé des conditions favorables autour des îles ou continents qui restèrent émergés.

Mais dans cette histoire, nous avons volontairement laissé de côté le genre *Oncidiella*, qui comprend au moins dix-sept espèces. La répartition de ces espèces est très curieuse. A part un petit foyer océanien, les *Oncidiella* se trouvent là où l'on ne trouve pas les autres Silicodermés; ils se partagent, en effet, la partie du globe terrestre non occupée par les autres Silicodermés.

Voyons donc la distribution des Oncidielles :

1° Côte Ouest-américaine. — Les Oncidiella jalonnent la côte Ouest-américaine depuis le cap Horn jusqu'à la mer de Behring. *O. marginata* Couthouy est commune au Cap Horn (baie d'Orange, Terre de Feu); on la retrouve à l'île Juan-Fernandez (var. *Juan fernandeziana*, von Wissel); *O. chilensis* Huppé vit sur les côtes du Chili (îles Chiloe, Coquimbo); *O. Hildae* Hoffmann, sur les côtes de l'Équateur jusqu'à Panama; plus au large, *O. Steindachneri* Semper se trouve aux Galapagos, avec *Watsoniella Lesliei* Stearns; *O. Carpenteri* Benney dans le golfe de Californie, et *O. borealis* Dall dans l'Alaska;

2° Côte Est-américaine. — Dans le golfe du Mexique, Antilles et Bermudes, on trouve *O. floridana* Dall et *O. armadilla* Mörch. Aucun Oncidielle n'a été trouvé sur la côte Est de l'Amérique du Sud;

3° Côte Ouest de l'Europe. — *O. celtica* Cuv. existe sur les côtes de Cornouailles (Couch), Plymouth (Jeffreys), Saint-Servan (Audouin et Milne-Edwards), Roscoff (Marty), Morgat, île d'Yeu et golfe de Gascogne (de Beauchamp), Portugal (Nobre, Lami), Alger (Seurat), Sicile (Delle Chiaje, Philippi), Açores (Barrois);

4° Côte Ouest de l'Afrique. — *O. acrensis* Plate existe à Acra (Côte d'Or): *O. pachyderma* Plate à Victoria (?), Afrique du Sud; *O. maculata* Plate à l'embouchure de l'Orange (mais aussi à la Nouvelle-Guinée, Labbé);

5° Enfin, il y a un petit foyer océanien (espèces notogaiques de Hoffmann); *O. patelloides* Q. et G.; *O. nigricans* Q. et G.; *O. reticulata* Semper; *O. flavescens* von Wissel; *O. maculata* Plate, celle-ci très voisine d'*O. marginata* Couthouy, qui se trouve au cap Horn. On peut donc penser que le foyer polynésien est venu de l'Amérique du Sud par le Continent antarctique et par l'Est.

Remarquons, que sur le méridien des îles Hawaï il n'a pas été trouvé de Silicodermé; c'est là, jusqu'ici, et à ma connaissance, une sorte de « No Oncidian's Land ».

Plus loin, aux Galapagos, vers le méridien 95°, nous retrouvons les Oncidielles; et sur le méridien 150°, à Tahiti, *Oncidium Platei* Hoffmann, qui paraît être le plus oriental des autres Silicodermés.

D'après ce qui précède, il semble bien que les Silicodermés aient eu deux foyers d'origine, et non un seul, antarctique, comme le soutient Hoffmann (1). Il y a eu celui des *Oncidiella* et celui de tous les autres.

La distribution des Oncidielles se comprend aussi bien par la théorie de Wegener, des translations continentales, que par celle des « ponts continentaux ». La souche des Oncidielles devait habiter la mer épicontinentale qui traversait l'Amérique centrale; ainsi ces animaux purent-ils persister des deux côtés du continent, peupler toute la côte occidentale, et, du golfe du Mexique et des Bermudes, gagner les Açores, les côtes anglaise, française, portugaise, pénétrer dans la Méditerranée occidentale et suivre la côte africaine occidentale.

Le petit foyer australo-zélandais s'explique par la fusion ancienne de l'Amérique du Sud et de l'Afrique du Sud avec l'Australie par le continent antarctique. Il s'est isolé ainsi, en Polynésie, quelques Oncidielles de même origine que les autres, puisque *Oncidiella maculata* Plate se trouve à la fois à Angra-Pequena (Afrique du Sud) et en Nouvelle-Guinée : île Mansinam, Manokwari (Labbé).

*
* *

Nous pouvons maintenant aller plus loin. Dans son livre « Age and Area », le botaniste Willis a formulé l'opinion, peut-être un peu absolue, qu'il existe un rapport entre la répartition des espèces (*Area*) et leur ancienneté (*Age*) : les espèces à large répartition seraient les plus anciennes; les genres monotypiques seraient des genres récents et occuperaient un espace limité; le nombre des espèces dans un genre exprime la mesure de son ancienneté; si la descendance d'un individu s'accroît en proportion géométrique, il doit en être de même du nombre des espèces dans un genre; donc le transformisme par mutation doit être un processus

(1) Hoffmann considère les Oncidiadés comme monophylétiques, et dérivant des *Oncidiella* : ceux-ci seraient d'origine antarctique; les *Oncidiella*, pourtant, ne semblent pas plus primitifs que les autres Silicodermés et n'ont pas de branchies.

sensiblement régulier, et le nombre des mutations, approximativement, doit être proportionnel au nombre des individus dans une espèce et au nombre des espèces dans un genre.

Sans entrer dans les détails de la théorie de Willis, notamment, les *courbes creuses*, par lesquelles il exprime les aires de dispersion, nous pouvons dire que cette théorie s'applique très bien aux Silicodermés et que, dans ce groupe, les genres *Scaphis*, avec neuf espèces et *Oncidiella*, avec dix-sept espèces, peuvent être considérés comme les plus anciens, chacun dans son phylum.

L'émiettement du Gondwana en nombreuses îles ou continents a permis une extension considérable des côtes; c'est là un facteur de l'accroissement du nombre des espèces; la fixation de l'espèce a dû dépendre ensuite des variations de la fécondité; seulement, il y a aussi un facteur de raréfaction, qui est la discontinuité des populations : suivant les modalités géographiques, les aires ont donc pu se modifier suivant l'augmentation ou la diminution de reproduction des individus dans une localité, dont dépendent la multiplicité des races locales ou géographiques, amenant un plus grand nombre d'espèces dans le genre, et aussi des mutations plus nombreuses.

Ces considérations ont certainement un fond de vérité; mais la faiblesse de la théorie consiste dans l'incertitude de nos classifications elles-mêmes. Car, qu'est-ce qu'une espèce? Qu'est-ce qu'un genre? Ce sont là des cases artificielles et non des réalités génétiques; par conséquent, la distribution des genres et des espèces sera toujours artificielle et relative, un même genre pouvant être polyphylétique.

Néanmoins, en attribuant à la théorie de Willis une exactitude relative et si nous supposons, ce qui est légitime, que les formes dendrobranchiées ont précédé les formes abranchiées (1), nous constatons que le genre *Scaphis*, avec ses neuf espèces connues, occupe l'aire la plus étendue depuis la mer Rouge jusqu'à la Polynésie, suivi de près par *Peronia* (six espèces) et son sous- genre *Paraperonia* (quatre espèces), qui ont la même aire de distribution.

Le genre *Scaphis* Labbé, outre *Peronia* de Blainville et *Paraperonia* Labbé, a pu donner trois genres monophylétiques : *Lessonia* Labbé, *Elophilus* Labbé et *Quoya* Labbé.

Ces diverses formes par réduction des dendrobranchies à des tubercules découpés ou non, mais non ramifiés, ont donné les Abranchiés. Chez ceux-ci, la présence ou l'absence du spermophore (glande péniale *auct.*) est un caractère important, et comme il n'y a pas de termes de passage entre présence ou absence, nous pensons que la disparition du spermophore est consécutive à sa présence, que c'est un organe primitif.

---

(1) Il me paraît tout à fait évident que les formes dulcicoles ou terrestres sont dérivées de formes marines primitives et que chez celles-ci les branchies devaient être bien développées.

Donc *Peronia* et *Paraperonia* ont pu donner *Oncidium* Buchan. (1) et *Semperella* Labbé, qui ont encore un spermophore; et, d'autre part, *Paraoncidium* Labbé et *Oncis* Féruss., qui l'ont perdu.

De la même façon, *Lessonia* Labbé aurait donné *Oncidina* Semper, et *Quoya* Labbé aurait donné *Peronina* Plate.

L'organisation phylétique du premier phylum est donc relativement simple.

Le second phylum, celui des *Oncidiella*, est vraisemblablement aussi ancien que le premier, et l'évolution des deux phylums a probablement été synchrone.

En arguant de la théorie de Willis, son aire de distribution est très étendue, et le genre comprend dix-sept espèces certaines.

Celui-ci est caractérisé par ses glandes périnotales spécifiquement métamériques; sa ligne hyponotale, qui sépare en deux l'hyponotum; ses yeux dorsaux différents des yeux sempériens; son système digestif court et simplifié; son orifice mâle à droite du tentacule droit et son pénis inerme sans spermophore, etc. Le genre *Watsoniella* Hoffmann, des îles Galapagos, peut être placé près d'*Oncidiella*. Nous n'irons pas plus loin, aucun critérium ne pouvant actuellement classer génétiquement les espèces, et nous arrêterons là cet essai phylogénique.

De ce qui précède, nous conclurons que les Silicodermés n'ont aucun rapport avec les Pulmonés. Cet ordre nouveau n'est pas un groupement provisoire, mais une unité systématique très homogène et autonome. Ses affinités avec les autres ordres de Gastéropodes sont encore obscures et nous ne pouvons les discuter ici.

A divers points de vue, ils paraîtraient se rapprocher des Amphineures; mais ils s'en éloignent par leur asymétrie; leur symétrie, en effet, n'est qu'apparente; elle est faite d'une détorsion, d'une régulation larvaire, et n'est pas primitive : leur système nerveux n'est pas tordu, mais un peu asymétrique, et l'orifice périrénal et le rein sont souvent asymétriques. Ils ont donc des points communs avec les Opisthobranches, surtout avec les Tectibranches et les Pleurobranchiés.

Rappelons que, comme les *Actaeonidae*, ils paraissent être apparus au Carbonifèrien supérieur.

Telles sont les réflexions que nous suggèrent les Silicodermés au point de vue phylogénique. Elles nous montrent que ce nouveau groupe ne dérange en rien la sériation phylogénique de Paul Pelseneer, et que, à l'épreuve, l'*arbre tient bon.*

École de Médecine, Nantes.

(1) Il est fort probable que le genre *Oncidium*, très nombreux en espèces, mais dont la distribution est plus restreinte que celle de *Scaphis* ou de *Peronia*, devra, ultérieurement, être scindé en sous-genres. J'en ai déjà séparé les *Paraoncidium* Labbé, qui ont perdu le spermophore.

SUR LE PROBLÈME DE LA MYASE INTESTINALE

PAR

J. KOMÁREK (Prague).

Dans la littérature médicale, on cite de nombreux cas d'affections produites par des larves de Diptères arrivées accidentellement dans l'estomac ou dans l'intestin avec certaines matières alimentaires. Dans les cas dus à l'ingestion, par accident, de larves avec des aliments, les espèces banales telles que *Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria, Piophila caseï, Drosophila* sp., *Musca domestica,* etc., dont les larves sont fréquentes dans diverses matières alimentaires, seules peuvent entrer en ligne de compte. Pour les affections gastriques en question se présentant sous forme de catarrhes intestinaux, on a même adopté le nom de myase intestinale.

Pourtant, parmi les espèces de Diptères dont les larves vivent dans les matières alimentaires, nous ne trouvons aucun vrai parasite intestinal, tel que *Gastrophilus equi,* par exemple. Chez toutes les espèces en question, les larves possèdent un système trachéal très développé; ce sont donc des organismes accusant une respiration atmosphérique très intensive. Les parois du corps de ces larves sont très minces et ne peuvent résister à une pression tant soit peu forte. Elles séjournent normalement près de la surface des liquides et on ne les trouve jamais au fond de liquides en putréfaction.

Toutes les circonstances précitées mettent donc en doute la possibilité de la survie des larves de Diptères, arrivées avec des matières alimentaires dans le tube digestif, où, d'une part, l'oxygène de l'air fait complètement défaut et, d'autre part, leur corps, faiblement protégé, étant soumis à l'action des ferments protéolitiques et de l'acide.

J'ai donc essayé de répondre à quelques questions dont la solution pourrait jeter un peu plus de lumière sur le problème tant discuté de la myase intestinale, à savoir :

1° Les larves des espèces *Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria, Musca domestica* et *Piophila casei* peuvent-elles vivre dans un milieu exempt d'oxygène, c'est-à-dire sans accès pour l'air?

2° Quelle quantité d'oxygène les larves mentionnées ci-dessous consomment-elles?

3° Les larves en question peuvent-elles supporter le passage par le tube digestif d'un mammifère omnivore?

EXPÉRIENCES SUR LA RESPIRATION DES LARVES

EXPÉRIENCE 1. — Des larves de *Calliphora vomitoria* de divers âges sont placées dans une éprouvette avec du sang de bœuf additionné de poudre de viande. Dans ce milieu elles se développent très bien et grandissent. Elles restent pourtant toujours près de la surface du sang, de sorte que l'air a libre accès dans leurs stigmates.

EXPÉRIENCE 2. — Les larves sont placées dans le même milieu, mais l'accès de l'air est empêché par une mince couche d'huile d'olive répandue sur la surface du liquide. Elles essaient d'abandonner le milieu de culture (sang) et de sortir à la surface à travers la couche d'huile. Ces tentatives n'ont pas de succès et les larves périssent au bout de deux à quatre heures, présentant des symptômes évidents d'étouffement.

EXPÉRIENCE 3. — La répétition de l'expérience précédente, mais au lieu d'huile on a employé de l'eau bouillie. De même que dans le cas précédent, les larves en expérience abandonnent la nourriture et par la paroi du récipient essaient d'atteindre la surface de l'eau. Si on les empêche à l'aide d'une toile métallique, toutes les larves périssent par suite d'étouffement.

EXPÉRIENCE 4. — Le sang servant de milieu de culture est versé dans un récipient plat, à bord rodé, de sorte que le niveau du liquide est à même du bord. On y met des larves de *Sarcophage* et *Musca* de divers âges et de diverses dimensions. Le récipient est ensuite hermétiquement fermé par une plaque de verre rodé, de sorte que le sang s'applique directement à la plaque, sans laisser aucun espace rempli d'air. Au bout de deux heures tout au plus, toutes les larves sont mortes par étouffement.

J'ai répété plusieurs fois les expériences mentionnées ci-dessus avec des larves de différents âges, les variant de diverses façons. Les résultats ont toujours été identiques. Dans un récipient ouvert, contenant du milieu sanguin de culture, les larves se développaient très bien, mais elles périssaient par étouffement presque instantanément dès que l'accès de l'air était supprimé.

EXPÉRIENCES AVEC LES ŒUFS

Des expériences analogues relatives à la respiration ont aussi été effectuées avec les œufs des espèces précitées, à savoir :

1° Des œufs récemment pondus sont enveloppés dans de minces tranches de viande ou de foie, de sorte qu'il s'est formé une sorte de capsule contenant les œufs. Dans des conditions normales, à la température de laboratoire, l'éclosion a lieu au bout de deux jours;

2° Ces mêmes capsules sont placées sous une couche d'huile. A la même température pas une seule larve n'éclôt;

3° Les mêmes capsules contenant les œufs, à la même température qu'au cours des expériences précédentes, sont placées sous une couche d'eau de robinet. Le résultat est le même que dans le cas précédent : aucune larve n'éclôt.

De même que les larves, les œufs périssent par suite d'étouffement. Ils se montrent aussi sensibles que celles-ci à l'accès de l'oxygène atmosphérique. Aussitôt que l'accès de l'air est empêché, l'éclosion n'a pas lieu.

CONSOMMATION D'OXYGENE ATMOSPHÉRIQUE PAR LES LARVES

Le fait que les larves sont très sensibles au manque d'oxygène et ne peuvent pas vivre sans ce gaz étant évident, il était important d'établir, compte tenu de la possibilité éventuelle du passage par le tube digestif, quelle est en réalité la consommation d'oxygène atmosphérique. Si la consommation du gaz en question est considérable, il est alors impossible que les larves puissent vivre ou éventuellement continuer leur évolution dans le tube digestif. Pour cette raison j'ai procédé, à l'aide d'un microrespirateur, à la mensuration de l'intensité de la respiration chez les larves de diverses grandeurs des espèces précitées. Les résultats de ces mensurations sont relatés dans le tableau ci-dessous :

1° 2 larves de *Calliphora vomitoria* d'environ 14 mm de longueur, poids global de 0^{gr}087 à la température de +22.5°C durant 60 secondes,

ont consommé... ... ... 1.93 cm^3 0_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.97 cm^3 0_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 22.19 cm^3 0_2

2° 5 larves de *Calliphora vomitoria*, longueur 8 mm, poids global de 0^{gr}065, à la température de +23.2°C.,

ont consommé durant 60 secondes ... ... 2.32 cm^3 0_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.506 cm^3 0_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 38.93 cm^3 0_2

3° 10 larves de *Calliphora vomitoria*, longueur 5 mm environ, poids global de 0^{gr}055 à la température de +24°C.,

ont consommé durant 60 secondes ... ... 3.316 cm^3 0_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.332 cm^3 0_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 62.1 cm^3 0_2

4° 10 larves de *Musca domestica*, longueur 4 mm environ, poids global de 0^{gr}036 à la température de +23.3°C.,

ont consommé durant 60 secondes ... ... 2.025 cm^3 0_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.203 cm^3 0_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 56.250 cm^3 0_2

5° 10 larves de *Musca domestica*, longueur 6 mm environ, poids global de 0^{gr}045 à la température de +23.6°C.,

ont consommé durant 60 secondes ... ... 2.55 cm^3 0_2
ou 1 larve durant 60 secondes ... ... 0.255 cm^3 0_2
ou 1 g. durant 60 secondes... ... ... 34.444 cm^3 0_2

Tous les chiffres de consommation d'oxygène mentionnés ci-dessus sont si élevés qu'ils prouvent d'une façon indubitable que la consommation d'oxygène atmosphérique par les larves en expériences est extrêmement intensive. Du fait qu'une petite larve de l'espèce banale *Calliphora vomitoria* a besoin pour vivre de consommer environ 0.5 cm^3 d'oxygène par minute, il est évident que les larves des Diptères vivant dans certains produits alimentaires appartiennent au nombre des organismes oxybiotiques qui ne peuvent pas exister sans oxygène atmosphérique. Il est donc impossible qu'elles puissent rester longtemps vivantes dans le contenu de l'intestin, à peu près entièrement exempt, comme on le sait, d'oxygène libre.

RÉSISTANCE AUX FERMENTS DIGESTIFS

On a plusieurs fois observé l'arrivée des larves dans le tube digestif et le passage de celles-ci dans l'intestin. Une question se pose : les larves des Diptères mentionnées dans ce qui précède, larves vivant dans des matières alimentaires, peuvent-elles supporter sans altération l'action lytique des ferments digestifs? Cette question est d'autant plus intéressante qu'il existe un genre de Diptères *Gastrophilus* qui parfait normalement son évolution dans l'estomac.

On pourrait donc croire qu'une certaine résistance vis-à-vis des ferments digestifs est probablement propre aux larves de toutes les mouches et que ces larves peuvent, durant un certain laps de temps, séjourner dans l'intestin sans être altérées (nous laissons cette fois de côté le problème des besoins en oxygène). Nous avons donc essayé d'étudier l'action des ferments digestifs sur les larves vivantes des mouches vivant dans des matières alimentaires et nous avons entrepris dans ce but les expériences suivantes :

On a donné à un jeune chat une petite écuelle de lait. Immédiatement avant l'ingestion on y avait mis environ 50 larves vivantes de *Calliphora vomitoria* prélevées d'une culture sur un mélange de viande et de sang en putréfaction.

Le chat a aussitôt avalé le lait contenant les larves de *Calliphora* qu'il ingérait avec le liquide. Sur les 50 larves, il n'en est resté que 8 dans l'écuelle.

Au bout de vingt-quatre heures le chat fut sacrifié, et à l'autopsie on n'a retrouvé que quelques exemplaires de larves dans l'estomac. Dans les autres régions du tube digestif on n'a rien trouvé. Quant aux larves signalées dans l'estomac, elles étaient identiques à celles que le chat avait avalées vingt-quatre heures auparavant. Toutes les larves étaient mortes. L'examen au microscope a montré que sous l'épiderme chitinisé les tissus étaient complètement dissous et transformés en liquide. Le tube digestif seul est resté intact.

Quant aux autres larves, elles avaient été évacuées avec les excréments et l'on n'a pas réussi à les retrouver.

Une autre expérience aussi prouve que les larves de *Calliphora vomitoria* et *Musca domestica* ne supportent pas le séjour dans le contenu acide de l'esto-

mac. Dans un récipient de verre chauffé à la température du corps, on a versé le contenu de l'estomac d'un chat qui avait préalablement mangé de la viande. On y a mis ensuite des larves de différentes dimensions des espèces mentionnées dans ce qui précède. L'accès de l'air était libre. On a constaté que les larves ne supportaient pas ce milieu, puisqu'elles s'efforçaient de le quitter, et peu de temps après elles réussissaient à monter les parois du récipient. Elles n'ont pas voulu y retourner, car dès que les larves rampant sur le verre touchaient au liquide, elles se dirigeaient immédiatement dans la direction opposée.

*
* *

Résumant toutes les observations et expériences mentionnées dans ce qui précède, nous pouvons signaler trois faits importants touchant la biologie des larves des mouches qui vivent dans certaines substances alimentaires : en tout premier lieu, il faut signaler que les larves en question ont un système trachéal très développé, ce qui nous oblige à les considérer comme des animaux dont la respiration s'effectue à l'aide de l'air atmosphérique (animaux oxybiotiques). On ne peut pas croire qu'ils puissent vivre sans oxygène durant un laps de temps quelque peu important. Nos expériences ont de plus montré que les larves périssent très vite par suite d'étouffement, une fois que l'accès de l'air est obstrué. Dans aucun cas elles ne peuvent vivre plongées dans un liquide. Elles étouffent aussitôt que leurs stigmates ne peuvent plus aspirer l'air. Enfin nos expériences avec le chat montrent que les larves des mouches en question ne supportent pas l'action des liquides digestifs. Placées dans un milieu qui en contient, elles essaient de le quitter; une fois dans le tube digestif elles périssent et leurs tissus subissent une désagrégation.

Toutes nos expériences ont été effectuées avec des larves de divers âges de *Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria, Musca domestica* et *Piophila casei*.

Il est très improbable que ces larves puissent passer vivantes par l'appareil digestif d'un mammifère ou de l'homme. D'une part, elles ne pourraient pas supporter durant un laps de temps tant soit peu considérable le manque d'oxygène atmosphérique; d'autre part, elles seraient tuées par l'action des liquides digestifs. Si le premier facteur, c'est-à-dire le manque d'air seul, leur était fatal, on pourrait s'attendre à l'éventuelle possibilité de la survie dans l'estomac où l'air peut pénétrer par l'œsophage. Nous avons vu pourtant que les larves ne supportent pas l'action du suc gastrique. En ce qui touche l'intestin elles n'y peuvent absolument pas vivre, puisque, même si l'on ne tient pas compte de l'action fâcheuse des ferments, l'air indispensable à la respiration y fait totalement défaut, ce qui provoque la mort des larves, incapables, comme nous l'avons signalé, de s'adapter à une existence anoxybiotique.

On ne peut donc pas ne pas être surpris par le fait que, dans la littérature médicale, s'est établie la conviction que les larves des mouches qui vivent dans

des matières alimentaires apportées dans le tube digestif y peuvent rester vivantes et provoquer des affections plus ou moins graves, se manifestant par de violentes douleurs, des hémorragies et des diarrhées. On peut voir dans quelle mesure cette conviction traditionnelle s'est implantée, d'une part, par l'existence du terme *Myasis intestinalis*, d'autre part, par ce fait que tous les manuels d'entomologie et de parasitologie considèrent comme une chose indiscutable que les larves des mouches peuvent vivre dans l'intestin de l'homme et exercer une influence fâcheuse sur sa santé.

On considère comme dangereuse même la larve de *Musca domestica*, bien que cette mouche soit si exigeante en ce qui touche le choix du milieu propre à son évolution, que celle-ci ne peut s'effectuer sur maintes substances qui pourtant paraissent lui être propices. Les larves les abandonnent et périssent. Notamment, elles ne supportent pas un milieu acide.

Je me borne à ne citer que quelques-uns des manuels de parasitologie médicale dans lesquels la myase intestinale est considérée comme une affection dont l'existence est prouvée et qui est attribuée aux larves des mouches avec lesquelles j'ai fait des expériences. Nous trouvons les indications en question, par exemple, chez Patton et Evans, Byam et Archibald, Stitt, Brumpt, Martini, etc. Ma conviction est que toutes les données qui ont servi de base à l'hypothèse sur la longévité et sur l'effet nocif des larves de mouches vivant dans des matières alimentaires sont dues à une interprétation erronée d'observations cliniques. Dans tous les cas il ne s'agissait, selon moi, que des larves tombées par hasard sur les déjections ou sur le contenu de l'estomac lors de l'examen des malades. En ce qui touche les symptômes gastriques, ils provenaient probablement d'une autre cause interne. Il est impossible que les larves en question, si exigeantes en ce qui concerne l'accès de l'air et ne supportant pas l'action du suc gastrique, aient pu siéger et se développer dans l'estomac ou même dans l'intestin de l'homme. Quant aux constatations cliniques, on ne s'est probablement trouvé qu'en présence de larves mortes ou tombées par hasard sur les déjections.

Nous ne devons pas oublier que les larves de mouches servent elles-mêmes de nourriture à plusieurs vertébrés qui les ingèrent vivantes. Il serait donc assez étrange que ces larves fussent résistantes devant les ferments digestifs. Les vrais parasites tels qu'*Oestridae* se présentent comme unique exception, puisque leur épiderme résiste à l'action des ferments en question. Au contraire, la biocoenose propre aux larves vivant dans certains aliments, ce sont les couches superficielles des substances organiques en putréfaction. Ces larves y ont un libre accès à l'air. Elles ne peuvent jamais se développer sous l'eau. A cet égard il est intéressant de signaler les observations que j'ai faites cette année sur un oestridé (*Cephemomyia stimulator*) dont les larves vivent dans l'arrière-cavité des fosses nasales du chevreuil. Les larves de cette espèce, elles aussi, sont exigeantes en ce qui concerne l'accès de l'air. J'ai immergé dans l'eau la tête d'un chevreuil récemment abattu, et le lendemain j'ai trouvé sur la surface de l'eau un grand nombre de larves de l'oestridé en question, qui, dans d'autres circonstances, n'abandonnent

jamais la tête d'un chevreuil mort. Toutes ces larves nageaient à la surface et aspiraient l'air par leurs fentes stigmatiques largement ouvertes. Menacées d'étouffement, elles ont abandonné l'endroit, qu'elles ne quittent jamais après la mort de l'hôte, et sont montées à la surface de l'eau pour respirer.

L'hypothèse sur la faculté des larves de certaines mouches de vivre anoxybiotiquement durant un certain laps de temps est corroborée par les observations récentes de quelques auteurs sur *Gastrophilus equi*. Ce sont les travaux de V. Kemnitz, Weinland et Blanchard-Dinulescu, qui s'accordent à attribuer à cette espèce la faculté de vivre assez longtemps sans oxygène libre. D'autre part, l'observation et les expériences de Weinland sur les tissus broyés des larves et des pupes de *Calliphora vomitoria* montrent que plusieurs processus énergétiques s'y effectuent par voie d'anoxybiose.

Au point de vue physiologique, il est impossible de comparer la larve de *Gastrophilus* à celles des mouches vivant à l'état larvaire dans des matières alimentaires, car les deux groupes présentent une rigoureuse spécialisation oecologique. La larve de *Gastrophilus*, même en ce qui touche son système trachéal, est adaptée à la vie dans l'estomac, tandis que celles du second groupe, étant très mobiles et consommant pour cette raison une grande quantité d'énergie, ne peuvent vivre dans un milieu approprié qu'à la condition que l'accès de l'air soit assuré. Cette dernière circonstance est de première importance, si l'on veut se reporter aux expériences de Weinland avec les tissus broyés. Les résultats obtenus par ce chercheur sont sans valeur en tant qu'il s'agit d'une larve vivante de mouche. La consommation d'oxygène par les larves vivant dans les aliments est si élevée qu'elle ne peut pas être remplacée, même pour un court laps de temps, par des processus anoxybiotiques.

Desoil et Delhaye ont déjà attiré l'attention sur la considération mentionnée ci-dessus. (C. R. Soc. Biol., Paris, 1922.) Ces auteurs ont expérimenté avec les larves de *Calliphora vomitoria* placées dans divers liquides. Ils arrivent à cette conclusion que les larves de cette espèce supportent l'action du suc gastrique, mais la longévité de celles-ci dans l'intestin est peu probable, puisqu'elles ne supportent pas le manque d'oxygène atmosphérique. Nos observations montrent que les larves des mouches vivant dans les aliments sont des organismes rigoureusement oxybiotiques. Nous sommes en présence de sténooxybiontes types. Pour cette raison, les larves en question en peuvent pas supporter le passage par le tube digestif d'un mammifère et de l'homme. En ce qui touche la possibilité de développement de ces larves dans le tube digestif de l'homme ou de certains mammifères, elle est absolument exclue.

CONCLUSION

Nous avons étudié les larves des mouches *Calliphora vomitoria, Sarcophaga carnaria, Musca domestica* et *Piophila caseï* quant à la possibilité du séjour et du développement de celles-ci dans le tube digestif des mammifères et de

l'homme. Nous avons tenté de résoudre deux questions principales, à savoir : 1° les larves étudiées peuvent-elles vivre durant un laps de temps tant soit peu considérable dans un milieu pauvre en oxygène et sans accès à l'air? 2° Peuvent-elles supporter le passage par l'intestin et l'action des sucs digestifs?

Les larves des mouches vivant dans des matières alimentaires sont des organismes sténooxybiotiques qui ne peuvent pas vivre sans accès à l'air. Elles consomment beaucoup d'oxygène et leur besoin en ce qui touche ce gaz ne saurait être remplacé par l'anoxybiose, même pour un temps très court. Leur système trachéal très bien développé et présentant de nombreux capillaires le corrobore une fois de plus.

D'autre part, les larves en question ne supportent pas le passage par le tube digestif d'un mammifère, et les tissus de leur corps soumis à l'action des sucs digestifs se désagrègent. Les larves périssent donc par suite du manque d'oxygène et de l'action des ferments digestifs.

Pour les raisons mentionnées ci-dessus, il est impossible que les larves des mouches puissent rester vivantes, à plus forte raison continuer leur développement dans le tube digestif. On ne peut donc pas croire non plus que l'activité de ces larves puisse causer des transformations pathologiques quelconques dans l'intestin. Les affections gastriques désignées sous le nom de « myase intestinale », ne peuvent pas être directement provoquées par l'activité des larves de mouches arrivées dans l'intestin. Si, vivant dans des substances alimentaires, elles arrivent occasionnellement dans l'intestin, elles ne peuvent y rester et périssent. Je considère donc comme impossible qu'elles puissent causer des affections quelconques de l'appareil digestif.

BIBLIOGRAPHIE

BRUMPT, E., Précis de Parasitologie, 1927. Paris.

BYAM, W. and ARCHIBALD, R. G., The practice of medicine in the tropics, 1921.

DESOIL, P. et DELHAYE, R., Contribution à la pathologie des myases intestinales par l'étude de la résistance des œufs et larves de *Calliphora*, etc. (*C. R. Soc. Biologie*. Paris, 1922, t. 87.)

— Essais d'infestation expérimentale du tube digestif par œufs et larves de *Calliphora vomitoria*. (*C. R. Soc. Biol.* Paris, 1922, t. 87.)

KEMNITZ v., G. A., Der Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *Gastrophilus equi*. (*Zeitschrift für Biologie*. Berlin, 1917, B. 67.)

MARTINI, E., Lehrbuch der medizinischen Entomologie. Jena, 1923.

PATTON, W. S. and EVANS, A. M., Insects, ticks, mites and venomous Animals. Croydon, 1929.

STITT, R. E., Practical Bacteriology, Blood Work and Animal Parasitology. Philadelphia.

WEINLAND, E., Ueber den anaeroben Abschnitt der intermediären chemischen Processe in den Puppen von *Calliphora*. (*Zeitschrift für Biologie*, 1906, B. 48.)

ÉMISSIONS SONORES PRODUITES PAR DES MOLLUSQUES

PAR

Edouard LAMY (Paris).

Les Mollusques sont, en général, « muets ». Le contraire s'observerait cependant, d'après H. et A. Adams (1858), chez les Céphalopodes, qui crieraient et grogneraient quand on les retire de l'eau.

Parmi les Pélécypodes, on peut rappeler que Ph. François (1890) a signalé, avec humour, le « bruit de castagnettes » que font les Chames et les Spondyles, fixés sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie : en entr'ouvrant, puis en fermant brusquement leur coquille, ces Bivalves produisent un clic-clac qui forme un roulement continu d'autant plus bruyant que le soleil est plus vif.

Chez les Gastéropodes, on a mentionné plusieurs fois le cas d'animaux capables d'émettre des sons musicaux.

T.-L. Taylor (1849) et J.-E. Tennent (1861) ont dit qu'au cours de visites à un lac d'eau saumâtre, à Batticaloa, dans l'île de Ceylan, ils ont, à diverses reprises, entendu des sons qui venaient du fond de l'eau et ressemblaient à ceux résultant du jeu d'un instrument musical (accordéon, harpe éolienne, guitare) ou des vibrations d'un verre à boire quand son bord est frotté par un doigt mouillé : ce n'était pas une note soutenue, mais une multitude de très petits sons, dont chacun en lui-même était clair et distinct et où le fausset le plus aigu se mêlait à la basse la plus grave. Les pêcheurs donnaient le nom de « coquilles criantes » ou « chantantes » aux animaux qu'ils supposaient produire ces bruits musicaux et qui auraient été des *Pyrazus palustris* L. et des *Littorina lævis* Phil.

Mais il ne paraît pas certain que ces émissions sonores fussent dues à des Mollusques. Dans d'autres régions de l'Inde, les pêcheurs affirment que cette musique est produite par un Poisson qu'ils disent « chanter ».

Des bruits semblables ont été signalés comme émanant de l'eau dans certaines parties du Chili et sur les côtes septentrionales du Mexique (A.-H. Cooke, 1895).

Le lieutenant-colonel Portlock (1849) a confirmé le fait [déjà mentionné par

Rossmässler (1837)] que l'*Helix aperta* Born a la faculté de faire entendre des sons quand il est inquiété. Selon cet observateur, qui a conservé à Corfou, pendant un temps considérable, des individus de cette espèce, très commune dans le Sud de l'Europe, chaque fois que l'animal venait à être irrité par le contact d'un fétu de paille ou tout autre objet léger, il faisait entendre un bruit très net ayant le ton d'un murmure plaintif.

Portlock ajoute qu'il a plusieurs fois constaté que l'*Helix aspersa* Müll. peut émettre un son semblable, bien que très faible.

Karl Soffel (1906) aurait découvert que les Escargots ronflent. Ayant mis dans sa bibliothèque un récipient en verre contenant plusieurs de ces animaux, il entendit, un soir, un bruit particulier comme si une personne eût ronflé dans la chambre voisine. Il constata que ce son était produit par ses Escargots, qui dormaient profondément et ronflaient paisiblement, le plus bruyant de tous étant un individu qui avait été capturé au milieu de grains de raisin.

Différentes causes ont été invoquées pour expliquer la production de sons par les Mollusques.

Certains auteurs les ont attribués au frottement de la coquille sur un substratum.

H. Glanville Barnacle (1883) dit avoir entendu aux îles Sandwich, sur les montagnes d'Oahu, une musique fantastique apportée par la brise et produite par l'ensemble des sons dus à ce que de très nombreux *Achatinella*, en traînant sur les arbres leur coquille, frottent celle-ci contre le bois.

De même, F. Vlès (1908) a constaté que les *Helix*, en se déplaçant sur la vitre d'une fenêtre, font entendre parfois un bruit assez intense, périodique, ressemblant comme timbre au grincement d'un tour à métaux, et il pensait que ce son était dû au frottement de la coquille contre la vitre.

Pour A. Bavay (1908), ce bruit est plutôt causé par le frottement de la radula.

Cette opinion est conforme à une assertion d'Edw. Osler (1826), qui, en appliquant son oreille sur une Patelle attaquée par un Buccin, aurait entendu distinctement une série de coups se succédant les uns aux autres à des intervalles plus courts qu'une seconde : ces bruits discontinus paraîtraient être dus au frottement de la radula (P.-H. Fischer, 1922).

Le Dr F. Jousseaume (1909) a observé des bruits analogues émis par deux Limaces (*Limax maximus* L.) se poursuivant sur un mur peint. Comme alors on ne peut faire intervenir la coquille, il a supposé que le son provenait de la bouche de ces animaux. Mais, d'autre part, il ne croyait pas que le frottement de la radula sur un mur peint soit assez sonore pour être entendu. Il est donc resté dans l'incertitude sur la cause de ces clappements, qu'il compare au bruit que produit la langue appliquée sur le palais et retirée brusquement, ou bien à celui que font parfois les Anguilles et qui est appelé « sapement » par les Saintongeais.

Le Dr R.-E. Grant (1826) avait antérieurement constaté qu'un Nudibranche,

Dendronotus arborescens Müller, conservé vivant pendant un mois dans un vase de verre rempli d'eau de mer, émettait des sons semblables à ceux que causerait un fil d'acier que l'on ferait tinter sur le bord du récipient, chaque coup isolé se répétant à l'intervalle d'une minute ou deux. Il admettait que le son sortait évidemment de la bouche de l'animal, dont on voyait, à chaque émission sonore, les lèvres s'écarter instantanément, comme pour laisser l'eau pénétrer dans un petit vide formé à leur intérieur [1].

O. Schmidt (1869) a fait remarquer que cette assertion de Grant relative au *Dendronotus* n'a pas été confirmée; cependant, comme elle a été émise aussi pour un autre Nudibranche, l'*Æolis* (*Facelina*) *punctata* Ald. et Hanc., il croit qu'elle semble correspondre à un fait réel et il suppose que ces bruits sont produits par les pièces buccales indurées.

Le commandant Eug. Caziot (1913) pensait qu'il y aurait une distinction à faire entre différents sons.

D'après lui, le mouvement de la radula broyant les aliments ne détermine aucun bruit appréciable, et la coquille est le facteur nécessaire pour l'émission du grincement observé par F. Vlès.

Quant aux sons qui ressemblent à ceux signalés par le Dr Jousseaume et dans lesquels la coquille ne joue aucun rôle, ils se rattacheraient pour Caziot à un phénomène physique : sous l'effet d'une rétraction brusque de l'animal, les bulles d'air emprisonnées dans la cavité palléale se trouvent violemment chassées à travers l'orifice respiratoire étroit, encombré de liquide plus ou moins visqueux, et cette expulsion de gaz « barbotant » serait la cause des émissions sonores entendues.

Le Dr J. Reynes (1874) a constaté que des *Planorbis corneus* L. peuvent, en ouvrant brusquement leur méat respiratoire, lancer une note aiguë analogue à un son de flûte.

A. Moquin-Tandon (1855) avait déjà signalé que, quand un *Limnœa auricularia* L., placé dans l'air, veut faire une forte expiration, son orifice pulmonaire laisse entendre un petit bruit.

Il a rappelé que Lister (1695) avait indiqué anciennement chez le *Limnœa stagnalis* L. le même phénomène : *id genus Cochlea vocem quandam sive crepitum sponte in aquis edere solet.* En effet, ainsi que le dit Brard (1815), quand cette Limnée, qui nage ordinairement renversée à la surface de l'eau, veut regagner le fond, elle se laisse tomber en lâchant quelques bulles d'air, dont l'expulsion produit un léger bruissement.

Moquin-Tandon ajoute que quelque chose de semblable s'observe aussi chez les Pulmonés terrestres et que ce bruit est manifeste dans l'*Helix pomatia* L. et surtout dans l'*H. aperta* Born : Cuvier (1817) a, en effet, mentionné que, quand

---

[1] H. et A. Adams (1858) pensaient que les sons ainsi émis par un *D. arborescens* sont destinés à être entendus par d'autres individus.

l'Escargot, en se retirant dans sa coquille, chasse l'air au dehors, on perçoit alors un léger son, produit naturel du passage rapide de l'air par une ouverture étroite.

H. DROUET (1867) a constaté que le *Vitrina annularis* Venetz, détenu en captivité, fait entendre également un bruit sec, fréquemment répété, qu'il faut attribuer, sans doute, à l'orifice respiratoire.

Enfin, un auteur, a mis en cause le frottement du pied du Mollusque sur le substratum.

S. JOURDAIN (1901) a observé un *Helix aspersa* Müller qui, en se promenant à la surface extérieure d'une vitre de fenêtre, causait un bruit musical particulier assez analogue à celui que produisent les fils télégraphiques sous l'action du vent, et il explique ce phénomène ainsi :

La progression du Mollusque sur une surface plane est due à des séries de mouvements ondulatoires dont la sole pédieuse est le siège. En outre, cette sole étant enduite d'un mucus visqueux, il se produit des vibrations sonores comme on en obtient en promenant le doigt humide à la surface d'une lame de verre.

De ce qui précède il résulte évidemment que la genèse des sons émis par différents Mollusques est un phénomène complexe et que bien des causes disparates peuvent intervenir pour amener la production de bruits plus ou moins analogues.

Laboratoire de Malacologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1858. ADAMS (H. et A.), The Genera of Recent Mollusca, I, p. 9.

1883. BARNACLE (H.-G.), Musical sounds caused by *Achatinellidae*. (*Journ. of Conchol.*, IV, p. 118.)

1908. BAVAY (A.), Sur le bruit produit par des *Helix*. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXIII, p. 145.)

1815. BRARD (P.), Histoire des coquilles terrestres et fluviatiles qui vivent aux environs de Paris, p. 134.

1913. CAZIOT (Eug.), Le chant des Mollusques et principalement de l'Escargot. (*Annales Soc. Linn. Lyon*, LX, p. 40.)

1895. COOKE (A.-H.), Molluscs, *in* The Cambridge Natural History, p. 50.

1817. CUVIER (G.), Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques : Mémoire sur la Limace et le Colimaçon, p. 231.

1867. DROUET (H.), Mollusques terrestres et fluviatiles de la Côte-d'Or, p. 32.

1922. FISCHER (P.-H.), Sur les Gastéropodes perceurs. (*Journ. de Conchyl.*, LXVI, p. 42.)

1890. FRANÇOIS (PH.), Mission à Nouméa : 7e lettre. (*Archiv. Zool. expér. et génér.*, 2e série, VIII. Notes et revue, p. XI.)

1826. GRANT (R.-E.), Sur le son produit sous l'eau par le *Tritonia arborescens*. (*Edinburgh Philos. Journ.*, XIV, p. 188; *Ann. Sc. Nat.*, IX, p. 111.)

1901. JOURDAIN (S.), Bruit particulier produit par les Gastéropodes Pulmonés. (*C. R. Soc. Biologie*, 11e série, III, p. 406.)

1909. JOUSSEAUME (Dr F.), Bruit de clappement produit par des Limaces. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXIV, p. 108.)

1695. LISTER (M.), Exercitatio anatomica altera, p. 49.

1855. MOQUIN-TANDON (A.), Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, t. I, p. 82.

1826. OSLER (EDW.), On burrowing and boring marine Animals. (*Philos. Transact. R. Soc. London*, V, p. 356.)

1849. PORTLOCK (L^t-C^l), Note on sounds emitted by Mollusca. (*Report 18th Meeting British Assoc. Advanc. Sc.* [1848]. Notices, p. 80.)

1874. REYNES (Dr J.), L'Escargot : sa réhabilitation, p. 7.

1837. ROSSMÆSSLER (E.-A.), Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken, V Ht., p. 1.

1869. SCHMIDT (O.), Leben der Wirbellose Thiere, *in* BREHM (A.-E.), Thierleben, t. VI, p. 869.

1906. SOFFEL (K.), Popular Conchology. *Nautilus*, XX, p. 71.

1849. TAYLOR (T.-L.), Notice on a observation at Batticaloa, Ceylon, on the sounds emitted by Mollusca (*Report 18th Meeting British Assoc. Advanc. Sc.* [1848]. Notices, p. 82.)

1861. TENNENT (J.-E.), Sketches of the Natural History of Ceylon, p. 382.

1908. VLÈS (F.), Observations sur le bruit produit par des *Helix*. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXIII, p. 145.)

COMMENSALISME DES PONTES DE CÉPHALOPODES AVEC DES ÉPONGES ET DES CNIDAIRES

PAR

L. CUÉNOT (Nancy).

Les Céphalopodes attachent leurs œufs volumineux à des supports variés, et parfois ils effectuent de très longues migrations pour trouver ceux qui leur conviennent; les œufs de *Sepia Filliouxi* Lafont, embrassant par leur anneau les lanières des Zostères, sont bien connus sur le littoral de l'Atlantique et de la Manche, depuis fin avril jusqu'à fin juillet. Parfois le support est un animal vivant, et il semble qu'il existe chez quelques espèces un rapport fixe de commensalisme entre celui-ci et la ponte du Céphalopode; les cas les plus remarquables sont présentés par des Seiches du sous-genre *Parasepia* : *S. orbignyana* Férussac et *S. elegans* d'Orbigny, et par un Sépiolide, *Rossia glaucopis* Lovén.

SEPIA ORBIGNYANA

La ponte de cette espèce est constamment incluse à l'intérieur d'Éponges; c'est Viallanes (1890) qui a le premier signalé cette association : dans l'Éponge *Ficulina* (*Suberites*) *ficus* Johnston, pêchée au printemps et en été par les chalutiers de la région d'Arcachon par 100 mètres environ de profondeur, Viallanes a trouvé presque constamment un ou plusieurs œufs enfermés dans le parenchyme; l'œuf a la forme d'un ovoïde allongé, légèrement acuminé au bout qui est dirigé vers l'extérieur et arrondi à l'autre, et mesure environ 10^{mm} de long sur 5 de large; son enveloppe est translucide, parcheminée et adhère fortement au tissu feutré de l'Éponge. L'œuf est logé dans la région périphérique de la Ficuline, sans qu'aucune saillie révèle sa présence; il est probable qu'il est pondu et comme forcé dans un oscule largement ouvert; l'irritation déterminée par sa présence doit provoquer une modification des tissus de l'hôte, aboutissant à une fixation solide.

Dans la Méditerranée, Jatta trouve aussi les œufs de cette Seiche dans une Éponge (*Reniera cratera* O. Schmidt); le rapport est donc constant. Du reste,

l'œuf n'a pas la forme habituelle de celui des autres Seiches, ni sa couleur; il est dépourvu de l'appareil d'accrochage, conséquence de certaines modifications de l'appareil génital femelle (réduction des glandes nidamentaires); il est construit en vue de l'habitat très spécial que la femelle a l'instinct de lui procurer.

L'attribution de ces œufs à une espèce déterminée est restée assez longtemps incertaine : Viallanes ne s'est pas prononcé, hésitant entre les deux petites Seiches de la région du Sud-Ouest (*elegans* et *orbignyana*); Gruvel (1898) rapporte la ponte à *S. elegans* (qu'il appelle *S. ruppellaria* d'Orbigny), de même que Jatta. Mais Naef, qui a étudié d'une façon approfondie les embryons des Seiches de la région napolitaine, affirme que ce sont les œufs d'*orbignyana*.

ROSSIA

On connaît dans le genre *Rossia*, de la famille des Sépiolides, d'autres cas d'œufs inclus dans des Éponges : G. O. Sars (1878) signale aux Lofoten des œufs de *Rossia glaucopis* Lovén dans des Éponges; Appellöf (1891) rencontre les œufs du même Céphalopode dans l'Éponge *Chalina*, et J. A. Grieg chez *Thenea muricata* et *Mycale lingua* (Groenland); enfin, Verrill (1882) et Russell (1921) confirment le fait de l'inclusion des œufs dans des Éponges; le rapport est donc constant pour cette espèce. D'autres exemples sont moins certains: Lönnberg (1891) trouve des œufs et des jeunes de *Rossia macrosoma* Delle Chiaje [1] (qu'il appelle *Oweni*, terme synonyme) dans une *Esperia* (*Mycale*); Arndt (1913) reconnaît la présence de quatre œufs embryonnés de *Rossia palpebrosa* Owen [1] dans un gros exemplaire de *Mycale lingua* Bowerbank (Moldefjord); Anne L. Massy signale encore une ponte de *Rossia* sp. sur ou dans la cavité de l'Éponge *Pheronema Grayi* S. Kent pêchée dans le Sud de l'Irlande, entre 625 et 710 brasses.

SEPIA ELEGANS

Les chalutiers à vapeur qui pêchent au large de la côte du Sud-Ouest (région d'Arcachon) rapportent souvent des groupes d'animaux sur lesquels sont fixés des œufs de *Sepia elegans* : ce sont de petits œufs, sphériques ou à peine pyriformes, attachés à leur support par une lanière formant anneau, et présentant à l'extrémité opposée libre une petite saillie conique; ils mesurent de 4 à 6 mm. dans leur plus grande dimension; ils ont une enveloppe noirâtre, ou gris jaunâtre plus ou moins translucide, à travers laquelle on peut distinguer la petite Seiche avec son sac vitellin.

Le support des œufs est toujours constitué par des Cnidaires; les œufs

---

[1] Il est possible qu'il y ait erreur de détermination, car d'autres auteurs (Jatta, Racovitza, Russell) trouvent, dans la mer du Nord et la Méditerranée, que les œufs de *Rossia macrosoma* sont attachés à des supports quelconques (hydrorhizes de *Tubularia*, rameau d'*Isidella elongata* Esper, fragment de coquille).

figurés par Jatta (qu'il attribue par erreur à *orbignyana*), pêchés au mois de mars à Naples, par 60 m. de profondeur, étaient attachés à des rameaux d'Antennulaire (*Nemertesia*); Lo Bianco les cite aussi sur *Aglaophenia, Antipathes* et d'autres Cnidaires. Les exemplaires pêchés au large d'Arcachon, pendant les mois d'août et de septembre, par des profondeurs allant de 20 à 80 m., sur un fond de vase côtière (zone des grands Buccins de P. Fischer), étaient aussi attachés à des Cnidaires variés, qui eux-mêmes étaient toujours fixés sur des coquilles de Rostellaire (*Aporrhais pespelecani* L.), habitées ou non par le Sipunculien *Phascolion strombi* Montagu et son commensal habituel, *Syllis* (*Ehlersia*) *cornuta* Rathke; j'ai ainsi trouvé un œuf isolé sur une branche de *Nemertesia antennina*; une autre fois huit œufs disposés en quatre couples sur des polypes d'un Zoanthide, le *Sidisia* (*Epizoanthus*) *arenacea* Delle Chiaje; à plusieurs reprises, des œufs assez nombreux, jusqu'à 16, étranglaient de leurs anneaux des branches d'*Alcyonium digitatum* L.

L'association des œufs de *Sepia elegans* avec des Cnidaires paraît donc constante; mais on ne saurait affirmer que c'est bien un cas de commensalisme vrai ou préférentiel, comme pour *Sepia orbignyana* et *Rossia glaucopis* par rapport aux Éponges; il se pourrait que la Seiche, en l'absence d'Algues d'une solidité convenable, fût contrainte de fixer ses œufs sur les seuls objets saillant au-dessus du fond vaseux qu'elle fréquente. D'autres Céphalopodes, du reste, confient accidentellement leurs œufs à des Cnidaires: j'ai trouvé une fois une ponte de *Sepiola atlantica* d'Orbigny, dans la région océanique d'Arcachon, collée en plusieurs paquets parmi les filaments embrouillés d'un Hydraire (*Sertularia operculata* L.), fixé lui-même sur le dos d'un *Maïa squinado* Herbst; mais d'habitude les œufs des Sépioles sont collés sur des tuniques d'Ascidies ou des coquilles d'Avicules. J'ai mentionné plus haut l'attache d'œufs de *Rossia macrosoma* sur *Isidella* et *Tubularia*; Jatta rapporte que les pontes gélatineuses de *Loligo loligo* L. de la Méditerranée, qui sont attachées à toutes sortes de corps solides, peuvent avoir comme support des rameaux d'Anthozoaires; d'après Grimpe, les œufs de *Sepia officinalis* sont fixés parfois sur des Gorgones, des *Antipathes*, des *Isidella*, etc.

REMARQUES

S'il n'est pas très certain que *Sepia elegans* recherche systématiquement des Cnidaires pour leur confier sa ponte, il reste acquis que les Céphalopodes, cependant si sensibles, ne redoutent nullement la décharge des nématocystes. Il est assez surprenant que deux espèces aussi proches que *elegans* et *orbignyana*, dont les jeunes individus sont difficiles à séparer, présentent une différence éthologique aussi notable, et il n'est pas facile de comprendre comment celle-ci a pu s'établir; si les œufs des Céphalopodes sont attaqués par quelque ennemi, ce que nous ne savons pas, il est évident que ceux d'*orbignyana* sont admirablement protégés à l'intérieur de l'Éponge, incomestible par excellence; logiquement, les œufs étant moins détruits, leur nombre peut diminuer sans inconvé-

nient pour le maintien de l'espèce; il paraît bien qu'il en est ainsi par rapport à *elegans*. Mais ce rapport étroit entre la Seiche et l'Éponge, qu'il soit avantageux ou simplement indifférent, n'est pas sans conséquence future; il place le Mollusque dans la dépendance de l'hôte, de sorte qu'il est maintenant limité par ce dernier, en ce qui concerne sa distribution dans l'espace et sa persistance dans le temps; cette adaptation ou spécialisation pourrait avoir un effet rétrécissant sur les possibilités d'extension de l'espèce, ce qui est du reste la rançon de toutes les spécialisations.

BIBLIOGRAPHIE

APPELLÖFF (A.), Om Bergensfjordenes faunistike prag. (*Bergens Museums Aarsberetning for* 1891.)

ARNDT (W.), Zoologische Ergebnisse der ersten Lehrexpedition der Dr. P. Schottländer'schen Jubiläums-Stiftung. (*Jahresb. der schles. Ges. f. vaterl. Cultur*. Breslau, 1913, II. *Abt. Zool.-bot. Sekt.*)

GRIEG (J. A.), Bidrag til kundskapen om Hardangerfjordens Fauna .(*Bergens Museums Aarbok*, 1913, 1.)

GRIMPE (G.), Biologische Beobachtungen an Sepia officinalis. (*Verhandl. deuts. Zool. Ges.*, 31 *Jahresvers.*, 1926, 148.)

GRUVEL (A.), Notes sur quelques résultats d'un dragage dans le golfe de Gascogne. (*Procès-verbaux des séances, Soc. Sci. phys. nat. Bordeaux*, 21 juillet 1898.)

JATTA (G.), I Cefalopodi viventi nel golfo di Napoli (sistematica). (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 23. *Monogr.*, 1896.)

CUÉNOT (L.), Contributions à la faune du Bassin d'Arcachon. IX. Revue générale de la faune et bibliographie. (*Bull. Stat. biol. Arcachon*, 24, 1927, 229.)

LO BIANCO (S.), Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. (*Mitth. zool. St. Neapel*, 19, 1909, 513.)

LÖNNBERG (E.), Ofversigt öfver Sveriges Cephalopoder. (*Bih. till. k. Svenska Vet. Akad. Handlingar*. Stockholm, 17, 1891.)

MASSY (ANNE L.), The Cephalopoda dibranchiata of the coasts of Ireland. (*Fish. Ireland, Scient. Inv.*, 1907, paru en 1909.)

NAEF (A.), Die Cephalopoden. (*Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, 35ª Monogr., 1ª Part., 1ª Vol., 2ª Puntata, 1923.)

PELSENEER (P.), Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques. (*Acad. roy. Belgique, Sci., public. de la Fondation Agathon de Potter*, n° 1, 1935, voir p. 500.)

RACOVITZA (E. G.), Notes de Biologie. III. Mœurs et reproduction de la Rossia macrosoma (D. Ch.). (*Arch. Zool. exp.*, 3e sér., 2, 1894, 491.)

RUSSELL (E. S.), Report on the Cephalopoda collected by the research steamer « Goldseeker » during the years 1903-1908. (*Fisheries, Scotland, Sci. Invest.*, 1921, n° 111, paru en 1922.)

SARS (G. O.), Mollusca regionis articae Norwegiae. (*Bidrag till Kundskaben om Norges arktiske Fauna*. Christiania, 1878.)

VERRILL (A. E.), Report U. S. A. Comm. Fisheries for 1879, 1882, 211.

VIALLANES (H.), Note sur la ponte d'une Seiche d'espèce indéterminée. (*Revue biol. du Nord*, 3, 1890-1891, 114.)

SUR UNE DIFFORMITÉ DU *CASSIS CORNUTA* (L.) CAUSÉE PAR DES BALANES

PAR

Ch. BAYER (Leiden).

Au cours de la revision du matériel des CASSIDIDAE du « Rijksmuseum van Natuurlijke Historie » à Leyde, je rencontrai deux exemplaires du *Cassis cornuta* (L.) qui présentaient une anomalie curieuse dans la croissance de leur coquille.

Les deux exemplaires en question, marqués 1*d* et 1*i*, peuvent être considérés comme ayant atteint le terme de leur croissance. L'un (1*d*) provient de l'île de Biliton, à l'Est de Sumatra (don de M^me^ Vosmaer), et mesure 21 cm., tandis que l'autre Casque, dont la localité et le collecteur ne sont pas connus, a une hauteur de 19 cm. 5.

L'interruption de la croissance normale est occasionnée par une colonie de Balanides, dont l'espèce m'est inconnue. Pendant une partie de la croissance de ces Casques, chez l'un des exemplaires (1*d*), déjà après la formation de la cinquième varice, ces Cirripèdes se sont fixés sur le côté extérieur de la coquille, occasionnant une petite déviation lors de la formation du tour de spire suivant, déviation qui consiste dans une sinuosité formée par la ligne de suture autour de la Balanide.

Après la formation de la varice pénultième, une grande colonie de Balanes s'est développée sur le côté extérieur de la coquille, occupant à peu près la moitié de sa surface. Par cet obstacle, le Mollusque était dans l'impossibilité de former sa coquille de façon que les tours de spire se touchent complètement. Le côté intérieur du dernier tour se déroule par suite sur la colonie, ce qui occasionne du côté de la suture un large entre-bâillement entre les bords duquel ces Crustacés sont encore visibles (fig. 1), tandis que dans l'ouverture de la coquille le bord interne au-dessus de la columelle a pris un aspect verruqueux. Ces verrues sont dues aux Balanes fixés sur le tour précédent et qui ont été moulés par la substance calcaire du test, ainsi qu'on le voit clairement sur la figure 2.

Le second exemplaire (1*i*) montre à peu près le même aspect que l'objet dont

il a été question, excepté que les Balanes ne se sont fixés sur la coquille qu'après la formation de l'avant-dernière varice, mais cette colonie est alors aussi développée que chez 1*d* et occasionne la même difformité.

Il est rare de ne pas trouver sur quelques objets, surtout dans les collections provenant des mers tropicales, une plus ou moins grande agglomération de Balanides, mais ces Cirripèdes n'occasionnent en général aucune difformité.

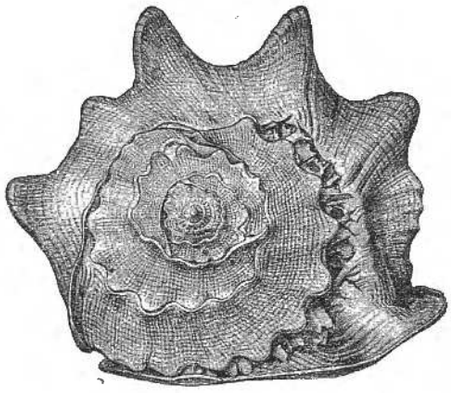


FIG. 1.

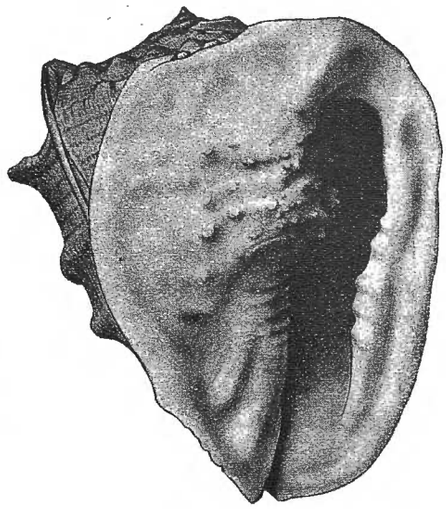


FIG. 2.

Cette anomalie dans la croissance des Casques en question m'a paru avoir une valeur méritant d'être mentionnée, d'autant plus que je n'ai pu trouver dans la littérature, aussi loin qu'il me fut possible de la contrôler, aucune mention d'une semblable difformité.

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

PRÉHENSILITÉ ET MOYENS DE PRÉHENSION CHEZ LES VERTÉBRÉS

PAR

Etienne RABAUD (Paris).

Les rapports de l'organe et de la fonction constituent un problème ancien, mais dont la solution demeure en suspens, étroitement liée à celle du problème, plus général, de l'adaptation des êtres vivants à leur milieu et à l'ensemble des conditions de leur existence. La plupart des naturalistes conçoivent une relation directe de cause à effet : l'organe, quelle que soit son origine, impliquant une certaine fonction, ou la fonction déterminant l'organe. Bien que s'opposant en apparence, les deux conceptions admettent une liaison étroite, obligatoire en quelque mesure, dérivant d'une exacte adaptation morphologique et fonctionnelle.

Quant à choisir entre les deux, on n'y saurait parvenir. Les faits paraissent favoriser l'une aussi bien que l'autre; aux faits, des arguments s'ajoutent, qui soulèvent des objections : rien n'entraîne la conviction. Dire que l'organe est fait pour la fonction revient à insérer dans les données propres du problème une donnée de sentiment sur la genèse du monde, ce qui risque de mener à une solution fausse. Dire que la fonction fait l'organe paraît, sans doute, plus satisfaisant; c'est, en apparence, envisager le déterminisme des phénomènes. Et, pourtant, cette seconde solution diffère à peine de la première : que la main soit faite pour prendre, ou que la nécessité de prendre provoque la formation d'une main sont deux conceptions très voisines.

Certes, la première introduit dans le raisonnement scientifique un élément qui lui est étranger et le déforme; mais la seconde part de l'idée à priori que tout organe répond à un besoin de l'individu; elle repose, en outre, sur l'hypothèse de l'hérédité des caractères acquis par l'adulte, que tous les faits connus rendent difficilement soutenable.

Une seule voie nous reste, qui est d'examiner si nous ne négligerions pas quelque élément important d'information. Ne faudrait-il pas, au lieu d'envisager

de manière imprécise les rapports de l' « organe » et de la « fonction », analyser en détail comment telle fonction déterminée s'exerce chez les divers animaux, comment fonctionne — s'il fonctionne — tel organe qui paraît en relation avec cette fonction?

A cet égard, rien n'est plus suggestif que l'étude des rapports que soutiennent la préhensibilité et les moyens par lesquels elle s'exerce, notamment chez les Vertébrés. Aucun de ceux-ci ne possède d'appareil à usage exclusif; tous capturent ou prennent en utilisant la bouche, les appendices, le corps lui-même. La question se pose alors de savoir si l'utilisation s'accompagne de particularités anatomiques « adaptées » à la préhension. Suivant que la réponse sera positive ou négative, telle conclusion suivra.

I. — LA PRÉHENSION CHEZ LES PRIMATES

Les moyens de préhension sont développés au maximum chez les Singes et chez l'Homme. Outre que les différences qui les séparent donnent de fort intéressantes indications, l'apparente perfection de la main, la précision de ses mouvements suggèrent l'idée d'un organe remarquablement en accord avec la fonction qu'il exerce. L'idée s'impose surtout pour les Hommes, dont la main et l'appendice antérieur semblent exclusivement dévolus à la fonction préhensile, tandis qu'ils sont en même temps locomoteurs chez les Singes. La main humaine serait donc étroitement spécialisée, la spécialisation aboutissant à une exacte adaptation de la forme à la fonction : l'appendice antérieur des Hommes serait, en définitive, le type même de l'organe préhensile; il partage, il est vrai, cette particularité avec l'appendice antérieur des Gibbons. Pour ces motifs, sans doute, la main humaine a servi de thème à l'étude de la préhension; et de cette étude dérivent la plupart des considérations générales habituellement admises sur la préhensilité. Il faut donc reprendre l'examen des particularités diverses de la structure du membre antérieur et des caractères d'où dériverait la préhensilité.

Au dire des naturalistes, le pouvoir de préhension du membre antérieur serait lié à quatre caractéristiques principales :

La mobilité de l'articulation scapulo-humérale;
L'existence d'une clavicule écartant les épaules;
La possibilité de mouvements de pronation et de supination;
L'opposabilité du pouce.

Cuvier insiste spécialement sur cette dernière particularité, qui permettrait de saisir les plus petites choses.

Cette énumération ne suffit pas. Si elle met en relief l'étendue des mouvements du pouce, liée à son mode d'articulation, elle néglige la structure des doigts. Celle-ci, pourtant, intervient directement dans la préhension, et il importe de noter que l'articulation des segments entre eux (phalange, phalangine, phalan-

gette) permet une flexion telle que ces segments peuvent se placer en angle droit, voire en angle aigu, les uns par rapport aux autres; il faut aussi noter que l'articulation métacarpo-phalangienne, outre la flexion, permet des mouvements d'abduction et d'adduction tels que les doigts s'écartent ou se rapprochent les uns des autres. De cette grande mobilité résulte que, s'écartant et se rapprochant, deux doigts consécutifs saisissent et retiennent des objets sans le concours des autres doigts.

Sans contredit, cette structure de la main et son mode de fonctionnement donnent une préhensilité très étendue, que le jeu coordonné des deux mains augmente encore.

La main des Hommes, et aussi celle des Singes, passe donc, à bon droit, pour un remarquable organe de préhension. Autorise-t-elle à parler d'étroite adaptation de l'organe à une fonction?

Il s'agit de préciser. La préhension se réduit strictement au fait de saisir un objet : ce fait dépend-il exclusivement de la structure de la main et de son fonctionnement? D'autres dispositions anatomo-fonctionnelles interviennent-elles?

La mobilité scapulo-humérale, apanage des Hommes et des Singes, conditionne-t-elle le fonctionnement des doigts? Certes, le membre antérieur se meut autour de son articulation dans de multiples directions, et de telle manière que la main atteigne presque toutes les parties du corps. Le champ d'action de la main se trouve ainsi très largement étendu; mais cette extension ne crée pas, pour la main, la possibilité de prendre : terminant un appendice à mouvements limités, la main conserverait intégralement sa capacité de préhension, et les déplacements d'ensemble du corps conserveraient à son champ d'action une égale étendue. La preuve en est dans le pied préhensile des grands Singes, placé à l'extrémité du membre postérieur, bien moins mobile que l'antérieur; la preuve en est encore dans les serres des Rapaces ou celles des Perroquets, franchement préhensiles, bien qu'appartenant à un membre postérieur fort limité dans ses mouvements.

L'existence d'une clavicule ne constitue pas davantage une condition de préhensilité. Pour s'en convaincre, ne suffit-il pas de constater que les Chéiroptères, les Insectivores et divers Rongeurs dépourvus d'appendices préhensiles possèdent une clavicule? Chez eux, du moins, la préhensilité unilatérale n'existe guère.

Pas davantage, la possibilité de pronation et de supination ne crée ni ne favorise la préhension. Ces mouvements n'existent guère dans le membre postérieur des Singes, qui ne se termine pas moins par un pied préhensile. En revanche, ces mouvements de pronation et de supination existent, à un certain degré du moins, chez les Carnassiers comme chez les Rongeurs. Or, les uns et les autres sont privés de préhensilité *unilatérale*. En fait, ces mouvements facilitent simplement la préhensilité *bilatérale*; ils permettent aux Rongeurs de tourner l'une vers l'autre les faces palmaires de leurs pattes antérieures et de maintenir un objet à portée de la bouche. Or, ce mode de préhension diffère profondément de celui qui caractérise les Hommes et les Singes : la préhension unilatérale.

II. — CONDITIONS ANATOMIQUES

De celle-ci, quelles sont donc les conditions anatomiques?

La comparaison de l'extrémité des appendices de Vertébrés divers fournit, sur ce point, des renseignements très précis. Elle montre que la possibilité d'appréhender avec le segment terminal d'un appendice réside essentiellement dans une particularité de la structure de ce segment : il faut que les doigts en flexion normale puissent se rabattre sur la face palmaire; il faut donc des doigts relativement longs et dont rien ne gêne la flexion.

Ces conditions anatomiques nécessaires sont remplies par la main des Hommes et par celle des Singes parmi les Mammifères; elle l'est également chez les Bradypodidés. En revanche, elle manque à la plupart des Onguiculés (Carnassiers, Rongeurs, Insectivores). Non que leurs doigts soient spécialement courts; examinés sur le squelette, ils paraissent même assez longs. Mais, sur l'animal vivant, la face palmaire et l'origine des doigts, aussi bien que la face plantaire et l'origine des orteils, sont bloquées par cinq tubercules fibro-graisseux, les « pelotes », dont l'un occupe la paume et les autres les phalanges. Dès lors, les mouvements de flexion étant pratiquement nuls, les doigts ne se replient pas et n'appréhendent pas.

La présence d'un pouce, opposable ou non, n'y change rien, en dépit de l'affirmation contraire de Cuvier. L'opposabilité du pouce détermine un certain mode de préhension; elle ne crée pas la préhension en général : Gorilles et Chimpanzés ont un pouce très court; les Bradypodidés n'ont pas de pouce. La seule condition anatomique réside donc dans la longueur des doigts et leur possibilité de flexion. L'existence d'une palmure reliant entre eux doigts ou orteils n'y fait point obstacle, car elle ne porte pas atteinte à la flexion; elle diminue simplement le jeu des doigts les uns par rapport aux autres et restreint en quelque mesure le champ de la préhensilité; elle ne la supprime pas dans ce qu'elle a d'essentiel.

III. — DIVERS MODES DE PRÉHENSION

Mais si la condition anatomique est nécessaire en ce qui concerne l'extrémité libre des appendices des Vertébrés, d'une part, elle n'est pas suffisante, d'autre part, elle n'est pas la seule possible. Et pour comprendre vraiment la préhensilité, il importe d'étendre les comparaisons en recherchant les divers modes de préhension.

Si la structure anatomique de la main des Hommes et de celle des Singes était la structure même permettant seule la préhension, cette structure paraîtrait véritablement adéquate à une fonction s'exerçant avec une précision remarquable. En réalité, saisir un objet et le retenir est un mouvement très répandu, qui s'exerce par les moyens les plus variés.

Pour ce qui est des Poissons, les faits sont clairs. Tous happent avec la bouche, et celle-ci ne présente aucune particularité corrélative. Or, de très nombreux Poissons capturent des proies mobiles; ils appréhendent, au sens strict du mot. De plus, le mouvement ne se borne pas à la capture; certains Poissons arrachent des Algues et les transportent dans leur nid. En toute occurrence, la comparaison des espèces montre, pour un même mode de fonctionnement, une extrême diversité de la forme, de la position et des dimensions relatives de l'orifice buccal: directement antérieur pour les uns, regardant plus ou moins directement en haut pour les autres, directement en bas pour d'autres encore. La diversité exclut toute possibilité de concordance spéciale entre les dispositions de cet orifice et la préhension. Même, la situation ventrale de la bouche des Sélaciens ne facilite guère la préhension. De plus, circonstance aggravante, Téléostéens et Sélaciens n'ont d'autre moyen de capture que la bouche : la forme et la rigidité de leurs appendices s'opposent à toute utilisation préhensile.

Les Batraciens procèdent de même. Urodèles et Anoures saisissent les proies au passage, d'un mouvement rapide des mâchoires. Pas plus que celle des Poissons, leur bouche ne présente la moindre disposition capable de favoriser la capture. Bien mieux, quelques-uns sont complètement édentés, et si l'absence d'armure buccale n'empêche pas la préhension, elle ne la facilite évidemment pas.

Dès lors, n'est-il pas remarquable que jamais n'interviennent les pattes antérieures? Ni les Urodèles, ni les Anoures ne les utilisent d'une façon quelconque. Pourtant, les doigts de la main de ces animaux sont longs, libres, flexibles. En frôlant avec un stylet la face palmaire d'une *Rana temporaria* immobilisée sur le dos, on provoque la flexion des doigts; la main se ferme en partie et les dispositions anatomiques sont telles qu'elle pourrait se fermer complètement et saisir Or, la Grenouille n'exécute pas ce mouvement, en dehors d'une excitation expérimentale *directe*; quand on l'excite en effleurant les lèvres avec un stylet, d'un mouvement de pattes, elle l'écarte avec l'avant-bras, la main demeurant inactive.

Cette remarque est de la plus haute importance; elle touche au problème essentiel de la préhensilité. Elle s'étend, en effet, à de nombreux animaux et se présente suivant des modes variés. Sauriens et Chéloniens, parmi les Reptiles, procèdent de manière analogue. Un Lézard mangeant un Ver de farine l'attire progressivement dans sa bouche par le jeu des mâchoires; à aucun moment n'interviennent les pattes antérieures.

Le même procédé paraît s'imposer à priori pour les Ophidiens, puisque tout appendice leur fait défaut. Or, précisément, certains d'entre eux ne capturent pas avec la bouche; ils s'enroulent rapidement autour de leur proie, la compriment fortement et l'étouffent avant de l'avaler. Au surplus, c'est par un mouvement très voisin de l'enroulement que divers Serpents grimpent aux arbres; les uns grimpent très bien (*Elaphis Æsculapei*) et fréquemment; d'autres grimpent moins souvent et grimpent mal (*Tropidonotus natrix*); d'autres encore grimpent accidentellement (*T. viperinus*); un très grand nombre ne grimpent pas.

IV. — CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES

Là réside un enseignement : tous les Serpents pourraient grimper en toutes circonstances; la souplesse de leur colonne vertébrale diffère peu de l'un à l'autre. Pour tous, la capture par enroulement ou l'ascension des arbres s'effectuerait avec facilité. Que les uns l'emploient et non les autres ne dépend d'aucune disposition anatomique corrélative. Tous s'enroulent à de certains moments, mais tous ne s'enroulent pas autour d'une proie ou autour des branches. Ceux qui capturent par enroulement, ou qui grimpent, possèdent assurément quelque chose de plus, mais qui n'appartient ni à la possibilité de s'enrouler, ni à la morphologie de l'animal. Il faut donc admettre que le réflexe d'enroulement, commun à tous les Serpents, ne se déclenche pas chez tous dans les mêmes conditions. S'agirait-il d'un mode de sensibilité à certains excitants, d'une réaction comparable à celle de la Grenouille, dont la main se ferme sous l'action d'un contact immédiat? C'est l'hypothèse la plus plausible : le réflexe existe; il s'agit de sa mise en jeu, et celle-ci dépend de la sensibilité spéciale de chaque système nerveux.

Ainsi s'introduit une notion qui domine, nous allons le voir, toute la question de la préhensilité. Nous la retrouvons sous une autre forme, mais essentiellement comparable, chez les Chéloniens et chez certains Oiseaux.

La Cistude d'Europe utilise parfois ses pattes, sinon comme moyen de préhension, du moins comme moyen de contention. Elle saisit, par exemple, un Escargot par la tête avec sa bouche et, d'un coup de patte, l'extrait de sa coquille et l'avale (1).

Parmi les Oiseaux, les Rapaces diurnes et nocturnes se comportent de façon comparable. Milan, Buse, Crécerelle, Chouettes, Hibous, etc., capturent généralement leurs proies avec le bec. Quand elle est de petite taille, ils la mangent incontinent; mais quand elle est volumineuse, ou quand elle se débat, ils la posent sur le sol et la maintiennent avec une patte, puis la dévorent : jamais la patte ne se soulève et ne porte l'aliment au bec; la patte se borne à maintenir la proie, que l'animal dépèce, en baissant la tête, par l'action exclusive du bec. Sans doute, ces mêmes Oiseaux saisissent-ils parfois les proies directement avec les serres; mais, la capture effectuée, la proie est posée sur le sol; les serres ne la portent pas au bec.

Ce que les Rapaces ne font pas, les Perroquets le font. Leurs pattes ne sont pas seulement un moyen de préhension et de contention, elles sont de véritables mains: l'Oiseau tient l'objet saisi et le porte au bec. En revanche, l'immense majorité des Oiseaux n'utilisent les pattes que comme moyen de locomotion ou de fixation sur un substrat.

---

(1) R. MARTIN et ROLLINAT, *Vertébrés de la France centrale*. Paris, 1924, p. 270.

Or, si l'on compare entre elles les pattes des diverses espèces d'Oiseaux, on ne leur trouve, du point de vue qui nous occupe, aucune différence importante. Tous ces Oiseaux pourraient aussi bien appuyer sur un morceau volumineux et le maintenir, tandis qu'ils le dépèceraient avec le bec; tous, également, pourraient soulever une patte et la rapprocher du bec. La disposition des articulations, la longueur des orteils, leur puissance musculaire sont, dans tous les cas, suffisantes. La plupart, d'ailleurs, se posent sur des branches d'arbres, ou sur des supports analogues, précisément en s'agrippant au moyen de leurs orteils. Il s'agit donc bien de tout autre chose que d'une disposition anatomique; il s'agit de fonctionnements variables pour des organes morphologiquement analogues; la sensibilité propre du système nerveux est directement en jeu.

Nous voici donc directement ramené aux Mammifères. Eux aussi fournissent des indications précises, et qui deviennent décisives.

Plusieurs parmi eux n'utilisent que la bouche, voire la langue, comme moyen de préhension; d'autres, au contraire, font de leurs pattes un outil de contention. Qui n'a vu un Chien ramasser un os avec la bouche, puis se coucher, placer l'os entre ses deux pattes antérieures et le maintenir ainsi pendant qu'il ronge? Certes, la bouche demeure l'organe de préhension courant; les pattes ne sont qu'un instrument de secours. Tout de même, le Chien, comme le Chat, poursuit un autre animal, l'arrête parfois avec les pattes antérieures, toutes deux jouant simultanément. Leur rôle, pourtant, n'est qu'un rôle d'arrêt et de contention; ni le Chien, ni le Chat, ni probablement aucun Carnassier, ne soulèvent la proie jusqu'à la bouche.

Or, c'est cela même que font les Rongeurs. Souvent, sans doute, ils saisissent une graine ou un fruit avec les dents; mais souvent aussi ils s'assoient sur leurs tarses, saisissent le fruit avec les deux pattes antérieures et le maintiennent au niveau de la bouche.

Ces pattes, pourtant, diffèrent peu de celles des Carnassiers. L'une d'elles, fonctionnant isolément, ne peut saisir un objet, en raison de la brièveté apparente des doigts, pas plus que ne peut saisir une patte antérieure de Chien ou de Chat; mais le concours des deux pattes permet la préhension. Celle-ci s'effectue par un mouvement très précis et synergique, mouvement vraiment indépendant de la structure anatomique, puisqu'il se produit chez les uns et ne se produit pas chez les autres.

Ainsi, l'observation courante fournit les indications nombreuses montrant que le fait de prendre ne dépend pas de dispositions anatomiques déterminées. Parfois ces dispositions sont médiocres ou moins encore, et l'animal en tire le meilleur parti; parfois ils sont excellents, et l'animal ne s'en sert pas.

Et voici un autre fait, singulièrement remarquable et suggestif, celui des Bradypodidés. Ces animaux vivent constamment accrochés aux branches des

arbres et se déplacent peu. Ils se suspendent par l'extrémité de leurs membres, formée de doigts longs et mobiles, terminés par une griffe recourbée. Ainsi conformée, l'extrémité du membre antérieur constitue une « main », excellent outil de préhension qui permettrait à l'animal, non seulement de s'accrocher aux branches, mais aussi d'arracher les feuilles dont il se nourrit et de les porter à la bouche. Or, les Paresseux n'exécutent pas ces deux derniers mouvements; ils broutent le feuillage à la manière des Ongulés, directement avec la bouche : le fonctionnement de leur main reste donc en deçà des possibilités anatomiques.

En définitive, nous apercevons, avec toute l'évidence nécessaire, que la forme des appendices, comme leur existence même, ne soutient aucun rapport véritable avec la capacité de préhension. D'organe préhensile proprement dit, n'exécutant que cette fonction, on n'en trouve guère; tandis que la préhension est un mouvement très répandu et souvent très développé. Bien mieux, lorsque, en raison des conformations anatomiques, la préhensilité unilatérale est impossible, tout au moins difficile, la préhensilité bilatérale entre en jeu. Et quand on compare des animaux qui ont toutes les facilités de préhension, on constate que les uns les utilisent moins que les autres, tels que les Hommes et les Singes, avec des moyens anatomiques presque identiques.

Il n'y a pas, d'ailleurs, que les appendices et leurs extrémités. Outre l'enroulement des Serpents, moyen de préhension pour les uns et non pour les autres, on rencontre chez les Mammifères des organes préhensiles singuliers. A leurs mains et à leurs pieds, les Singes du groupe des Cébidés ajoutent une queue prenante, fort sensible et capable de mouvements précis. Elle ne leur apporte peut-être pas un grand secours, et l'on n'aperçoit vraiment pas à quelle condition d'existence elle correspond. D'autant moins que bien d'autres Cercopithèques ont une queue pendante, incapable de saisir le moindre objet. De même en est-il de la trompe des Éléphants. Ceux-ci n'ont évidemment pas d'autre moyen de préhension que la bouche, à la manière des Herbivores; il est certain, pourtant, que le fonctionnement du proboscis est, en quelque mesure, fortuit. Ce proboscis n'est que l'exagération de celui que l'on rencontre chez les Insectivores, parfois relativement long, toujours mobile, voire très mobile, comme celui des Macroscélidés, mais incapable de saisir, et dont l'existence, comme la mobilité, ne correspond à aucun mode spécial d'existence.

V. — CONCLUSION

Nous voici directement conduit à dire que la préhensilité est indépendante des moyens anatomiques. Ceux-ci ne sont certainement pas *adaptatifs*; ils existent en fonction de conditions sans rapports avec le genre de vie; ils donnent une possibilité de mouvements de préhension plus ou moins étendus et variés; mais, d'une part, ces mouvements se produisent avec des dispositions anatomiques

réduites; d'autre part, ils ne se produisent pas avec des dispositions anatomiques très favorables et, en apparence, très bien « adaptées ». Sans doute, quand on considère la main humaine, on est, en quelque sorte, aveuglé par la diversité de ses mouvements, leur souplesse, leur précision; et l'on conclut, presque sans y penser, que jamais conformation ne fut mieux ajustée à son objet, que jamais instrument plus étudié dans le détail ne fut mis au service de l'intelligence qui l'utilise. Les appendices des Hommes, animaux redressés, se seraient donc spécialisés, les uns pour la marche, les autres pour la préhension; ceux-ci, même, se seraient accordés avec la parole pour l'accompagner, la soutenir, l'éclairer par le geste. Mais la conclusion à peine formulée, l'image des Gorilles, des Orangs, des Chimpanzés se dresse aussitôt : bras, avant-bras, mains ne diffèrent en rien d'essentiel de celle des Hommes quant aux dispositions anatomiques et aux possibilités fonctionnelles; le membre, pourtant, n'est pas spécialisé; l'animal l'utilise quand il marche, ce qui n'enlève rien à la précision ni à la souplesse des doigts et de la main. Servi par une acuité visuelle souvent très développée, un Chimpanzé extrait de très menus objets pris dans les fentes d'un plancher. Mais évidemment l'utilisation de la main demeure limitée.

Serait-ce en conséquence de son utilisation locomotrice? Aussitôt apparaît le Gibbon. Le membre antérieur est aussi « spécialisé » que celui des Hommes; il a les mêmes possibilités fonctionnelles; il ne prend aucune part à la locomotion, sinon par exception, comme le fait un Homme. Or, la « spécialisation » n'ajoute rien à l'usage que le Gibbon fait de sa main; son comportement, à cet égard, ne diffère pas de celui d'un Chimpanzé. Au surplus, comment expliquerions-nous sa « spécialisation adaptative »? Le Gibbon mène une vie arboricole à la manière de beaucoup d'autres Singes et rien, dans ses conditions d'existence, ne paraît impliquer pareille « adaptation »; il n'utilise son membre antérieur ni mieux ni autrement qu'un autre Singe.

Ainsi informés, nos regards se reportent vers les Hommes; ils ne nous apparaissent plus comme possédant un outil spécialement en rapport avec l'ensemble de leur comportement; et l'idée que la forme et le fonctionnement de leur membre antérieur résultent d'une « adaptation » spéciale et étroite nous apparaît insoutenable.

L'insuffisance des faits anatomiques nous conduit à chercher ailleurs que dans la conformation des organes les raisons de leur fonctionnement, et à nous tourner vers le système nerveux. On conçoit alors que, sous certaines excitations, le système nerveux réagisse d'une certaine manière et mette en mouvement un appendice ou toute autre partie du corps.

Quand il s'agit de l'extrémité des membres antérieurs, la préhension unilatérale implique plusieurs réflexes. Il ne suffit pas, en effet, d'étendre les doigts et de les fléchir, il faut encore les diriger vers un objet déterminé, puis les ramener à soi. Bien que presque tous les Oiseaux soient capables de saisir et, en fait, saisissent un support, bien peu saisissent une proie, ce qui est un autre réflexe;

un plus petit nombre portent la proie jusqu'au bec, ce qui est encore un autre réflexe. Pourvus d'une véritable main, les Paresseux s'accrochent à un support et ne prennent aucun autre objet. Inversement, les animaux dépourvus, ou mal pourvus de moyens anatomiques liés aux appendices, utilisent toute autre disposition. D'une façon plus générale, l'utilisation d'un outil dépend du développement du système nerveux, et plus spécialement peut-être du système nerveux encéphalique. Le même outil est plus ou moins utilisé suivant l'animal qui le possède : les Hommes, mieux que les Singes, les adultes mieux que les jeunes.

La conclusion s'impose donc. Les réflexes de préhension ne correspondent nullement à des organes spéciaux ou spécialisés : l'animal utilise ce qu'il a et l'utilise suivant les possibilités de son système nerveux. En aucun cas n'existe de relation génétique entre le fait de prendre et les moyens de préhension; et l'on ne saurait, sous aucun prétexte, parler d' « adaptation morphologique ». La préhension s'effectue par les moyens les plus variés. Parfois, sans doute, tel moyen affecte l'apparence d'un remarquable perfection, entre autres la main des Hommes et celle des Singes. Il ne faut voir là qu'une coïncidence pure, l'une de ces coïncidences d'où est née, précisément, l'illusion d'une concordance entre certaines conditions de vie et certaines conformations. Ne suffit-il pas d'envisager la question dans son ensemble, d'un point de vue comparatif, pour dissiper l'illusion et remettre toutes choses au point?

Laboratoire de Biologie expérimentale, Sorbonne, Paris.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA GARNITURE CHROMOSOMIQUE DES ORTHOPTÈRES (*GRYLLIDAE* ET *TETTIGONIIDAE*)

PAR

Maurice FAVRELLE (Lille).

L'étude, faite précédemment, de la formule chromosomique chez les *Phasmidae* nous a amené à faire la comparaison avec les autres Orthoptères. Le présent travail donne les résultats d'observations entreprises sur trois espèces, deux faisant partie des *Gryllidae* et une des *Tettigoniidae*, familles moins connues et plus variables, à ce point de vue, que les *Acrididae*.

I. — GRYLLIDAE

On peut s'étonner que deux espèces aussi communes en France que le *Nemobius sylvestris* Bosc et le *Gryllomorpha dalmatina* Ocsk. soient encore inconnues, au point de vue du nombre de chromosomes. En fait, à part quelques exceptions, les *Gryllidae*, dont la garniture a été décrite, sont des espèces d'Extrême-Orient, étudiées pour la plupart par Honda (1926) et surtout par Ohmachi (1927 et 1929); celui-ci a même proposé un nouveau regroupement des représentants de cette famille, en se basant en partie sur leur cytologie.

1. Nemobius sylvestris Bosc.

Les *Nemobius sylvestris* étudiés proviennent des environs de Vittel (Vosges). La formule diploïde mâle, telle qu'elle se manifeste dans les dernières divisions spermatogoniales, comporte dix-sept éléments chromatiques (fig. 1A). Parmi les seize autosomes, il est facile de déterminer des paires d'homologues. En effet, deux éléments sont petits, globuleux ou légèrement allongés, placés ordinairement vers le centre de la plaque, et, par conséquent, assez rapprochés l'un de l'autre. Trois paires d'autosomes ont la forme de bâtonnets à peu près droits,

disposés le plus souvent radiairement; les tailles de ces trois paires sont légèrement différentes, mais la longueur de la plus petite est d'au moins une fois et demie celle des éléments globuleux.

La même différence de taille se retrouve à peu près entre les plus grands bâtonnets et les moins longs des huit autres autosomes. Ceux-ci se distinguent donc nettement par leurs dimensions, mais aussi par leur forme : leurs deux extrémités sont, en effet, généralement dirigées vers la périphérie, et, par suite, ils sont, soit simplement arqués, soit tout à faits repliés en J ou en U.

Le dix-septième élément, l'hétérochromosome, présente un aspect tout différent des précédents. Les autosomes, malgré leurs inégalités de longueur, ont tous à peu près la même épaisseur; l'hétérochromosome, au contraire, est très

FIG. 1. — *Nemobius sylvestris*. — Spermatogonies secondaires.
A. — Métaphase; B. — Fin d'anaphase. Gr. : 5.500.

grêle. Souvent aussi il est granuleux et se colore irrégulièrement. Son insertion est médiane, ses deux longues branches très sinueuses sont rarement étalées complètement dans le plan de la coupe; il est, par suite, généralement difficile d'apprécier leur véritable longueur, d'après les plaques métaphasiques. Vers la fin de l'anaphase, au contraire, les hétérochromosomes-fils, restant longtemps unis par leurs extrémités, sont tendus d'un pôle à l'autre du fuseau; leur taille et leur forme caractéristiques se manifestent alors nettement (fig. 1B).

Sans entreprendre l'étude complète de la spermatogenèse, dont le processus est d'ailleurs celui des *Gryllidae* en général, il est cependant intéressant de relever que, malgré la forme spéciale de l'hétérochromosome dans les spermatogonies, son comportement est ensuite tout à fait typique. Dès le tassement polaire des dernières mitoses spermatogoniales, il se replie sur lui-même et devient massif. Durant le synizesis, il est très condensé; puis, pendant la centrotaxie, il est allongé, dressé, avec une extrémité renflée et l'autre, rétrécie, orientée vers le point de polarisation des anses chromatiques. Il se condense ensuite de nouveau. A la première mitose de maturation, il se place très tôt près d'un pôle du

fuseau, où il revêt une forme épaisse, légèrement arquée, que de SINÉTY (1901) a signalée; c'est sous une forme semblable qu'il se retrouve à la seconde division. Sa configuration si spéciale aux métaphases spermatogoniales n'a donc pas d'équivalent aux stades ultérieurs.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES « NEMOBIUS » CONNUS

Parmi les *Gryllidae* étudiés par les auteurs japonais, huit espèces appartiennent au genre *Nemobius*; leurs formules diploïdes mâles sont diverses : deux espèces ont quinze chromosomes, une en a onze, et une quatrième, dix-neuf. Les quatre dernières possèdent, comme le *Nemobius sylvestris*, dix-sept éléments. C'est d'abord le *Nemobius csikii*, pour lequel HONDA ne donne pas de renseignement sur la taille et la forme des éléments; le *Nemobius yesoensis* Shir., le *N. nigrofasciatus* Mats. et le *N. flavoantennalis* Shir. ont été étudiés par OHMACHI (1927 et 1929_a), qui figure ou décrit les plaques métaphasiques et remarque que, malgré leur nombre identique, les éléments ne sont nullement comparables d'une espèce à l'autre. Le *N. yesoensis* présente la particularité d'avoir une paire hétéromorphe, tous les autres autosomes étant en bâtonnet; dans le *N. nigrofasciatus*, l'auteur figure trois éléments courbés, en dehors de l'hétérochromosome. Chez le *N. flavoantennalis*, enfin, « besides a pair of large V' s, all the others are nearly straight, though some are slightly bent » (1929_a, p. 356).

De ce qui précède, on voit que la formule du *Nemobius sylvestris* est d'un type encore différent, avec ses trois catégories tranchées d'éléments, le nombre de ses grands autosomes courbés et la présence des deux petits chromosomes globuleux, qui n'ont d'équivalent dans aucune des figures données par OHMACHI.

Par contre, il est très significatif de retrouver dans l'espèce occidentale l'hétérochromosome si caractéristique, entièrement semblable à celui des espèces japonaises et opposant nettement le genre *Nemobius* aux autres *Gryllidae*. Avant même les remarques cytologiques d'OHMACHI, les caractères morphologiques propres aux *Nemobius* avaient d'ailleurs paru suffisants pour en faire une sous-famille spéciale.

2. **Gryllomorpha dalmatina** Ocsk.

L'étude de cette espèce a été faite sur des individus recueillis dans les environs de Montpellier et envoyés par M. de VICHET, que nous remercions vivement.

Les métaphases des spermatogonies secondaires ne présentent ici que treize chromosomes, de formes diverses. Deux petits autosomes globuleux, souvent voisins l'un de l'autre, rappellent ceux de l'espèce précédente; deux autres leur ressemblent, mais sont un peu plus allongés. Puis la taille devient double dans la paire suivante, qui garde une forme droite ou légèrement arquée. Les six der-

niers autosomes sont courbés en U et situés à la périphérie, mais leurs deux branches, courtes et épaisses, leur forme massive ne permettent aucun rapprochement avec les éléments courbés du *Nemobius sylvestris*; ils n'ont de commun entre eux que leur insertion médiane. Tous les chromosomes sont d'ailleurs serrés et le diamètre total de la plaque équatoriale est beaucoup plus court que dans l'espèce précédente (fig. 2A).

L'hétérochromosome, toujours périphérique, légèrement plus étroit que les autosomes, dessine un J dont la longue branche peut se couder à angle droit, tangentiellement à la plaque (fig. 2B), ou, au contraire, se rapprocher de l'autre extrémité (fig. 2A). Il n'est donc nullement comparable comme forme à celui du *Nemobius*.

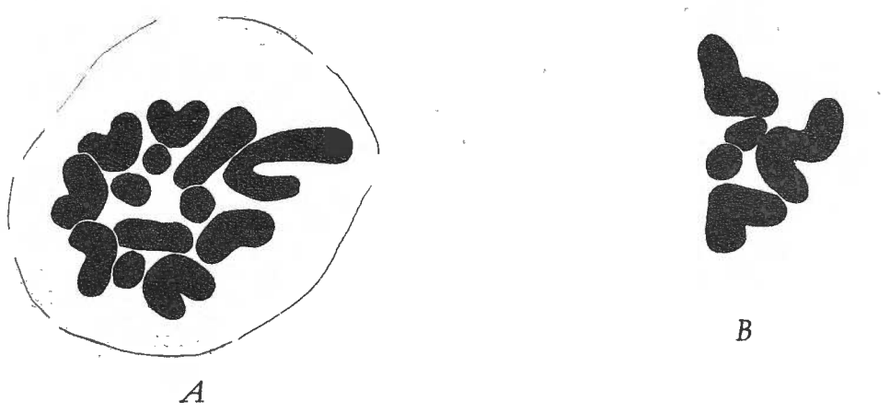


FIG. 2. — *Gryllomorpha dalmatina*. — Spermatogonies secondaires.
A. — Métaphase; B. — Portion d'une autre plaque équatoriale montrant la forme typique de l'hétérochromosome. Gr. : 5.500.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES « GRYLLIDAE »

La formule chromosomique d'aucun *Gryllomorpha* n'a encore été établie, et, parmi les *Gryllidae*, deux espèces seulement sont connues comme ayant une formule diploïde mâle de treize éléments. C'est d'abord le *Tridactylus japonicus* de Haan, dont onze chromosomes sont courbés en U. Ce nombre impair montre que l'hétérochromosome est compris parmi eux; mais celui-ci n'est pas identifiable dans les spermatogonies. OHMACHI (1929$_b$), qui a étudié cette espèce, figure des U à branches longues, étroites, bien écartées. Par tous ces caractères, le *Tridactylus* et le *Gryllomorpha* s'opposent nettement l'un à l'autre. Le *Loxoblemmus arietulus* Sauss., dont la formule peut probablement varier (HONDA, 1926), a également, d'après les figures données par OHMACHI (1927), deux autosomes en U et quatre en J, à branches longues; les autres éléments sont droits, en bâtonnets; aucun n'est globuleux. L'hétérochromosome est grêle, à branches inégales.

Une fois de plus, le nombre des éléments n'autorise donc pas, à lui seul, un rapprochement des garnitures chromosomiques. Au point de vue de la forme, des

chromosomes courbes et compacts, rappelant deux des *Gryllomorpha*, n'ont été représentés par Ohmachi chez aucune espèce de *Gryllidae*, bien que ceux du *Madasumma hibinonis* Mats. (*Eneopterinae*) s'en rapprochent.

Quant à l'hétérochromosome du *Gryllomorpha dalmatina*, il est bien du type que l'on rencontre chez les *Gryllinae* en général et qu'on retrouve d'ailleurs dans les autres familles d'Orthoptères; ainsi, parmi les *Tettigoniidae*, sur les figures classiques de métaphase du *Leptophyes punctatissima* Bosc, par exemple, et, parmi les *Phasmidae*, chez le *Phobœticus sinetyi* Br. (Favrelle, 1934).

II. — TETTIGONIIDAE

Eugaster guyoni Serv.

Aucun représentant de la tribu des *Hetrodinae*, à laquelle appartient le genre *Eugaster*, n'est encore connu au point de vue cytologique. Les exemplaires étudiés ont été recueillis par M. l'abbé G. Dubar, chargé de mission géologique, sur le versant Sud du Haut-Atlas marocain, en particulier à la montée du col de Tirerouzine et près du col de Tizi-Hamdoum, soit vers 2,400 à 2,500 mètres d'altitude. Sur l'avis autorisé de MM. B. P. Uvarov et L. Chopard, à qui nous exprimons notre reconnaissance, l'espèce étudiée est désignée ici sous le nom d'*Eugaster guyoni* Serv., malgré les nombreuses variations que peut présenter cette forme. Il n'est cependant pas inutile de préciser que tous les exemplaires recueillis aux points ci-dessus indiqués sont absolument dépourvus de taches jaunes sur l'abdomen et que les épines latérales de leur prothorax sont aiguës. Leur teinte est d'un noir brillant uniforme; toutefois, chez quelques individus, le pronotum est rouge, sans que cela change rien aux accouplements observés en captivité.

Comme on le voit immédiatement sur la figure 3, dessinée au même grossissement que les précédentes, les plaques équatoriales des spermatogonies secondaires occupent ici une surface beaucoup plus grande que chez les *Gryllidae*. La disposition des chromosomes y est aussi toute différente. On n'y voit, en effet, aucun élément à insertion non terminale. Une rangée périphérique de longs bâtonnets encadre des éléments globuleux ou légèrement étirés (fig. 3A). Sur les vingt-neuf chromosomes de la formule diploïde, quatorze, dont deux un peu plus allongés, garnissent ainsi la zone centrale de la plaque. Sur le pourtour se trouvent quinze bâtonnets de tailles diverses; ils comprennent sept paires d'autosomes, dont les longueurs augmentent progressivement, la plus grande étant toutefois nettement supérieure aux autres.

L'hétérochromosome, enfin, qui prend place parmi les bâtonnets périphériques, a la même forme qu'eux, mais les surpasse tous en longueur, atteignant une taille double de celle des plus grands autosomes. Par suite, son extrémité distale, rencontrant la limite cellulaire, se recourbe souvent vers la plaque, des-

sinant ainsi un faux élément en U inversé. En fait, son insertion reste nettement terminale; elle l'est plus manifestement encore en anaphase et se retrouve à la première division de maturation, où l'hétérochromosome est toujours droit; sa taille est telle qu'il s'étend d'un pôle jusqu'à l'équateur du fuseau, comme on le voit sur la figure 3B.

COMPARAISON AVEC LES AUTRES « TETTIGONIIDAE »

Les nombres de chromosomes que l'on rencontre le plus fréquemment chez les *Tettigoniidae* sont ceux de 31 et 33. Dans ces cas, les éléments sont tous simples et disposés comme chez l'*Eugaster* : au centre, petits chromosomes globu-

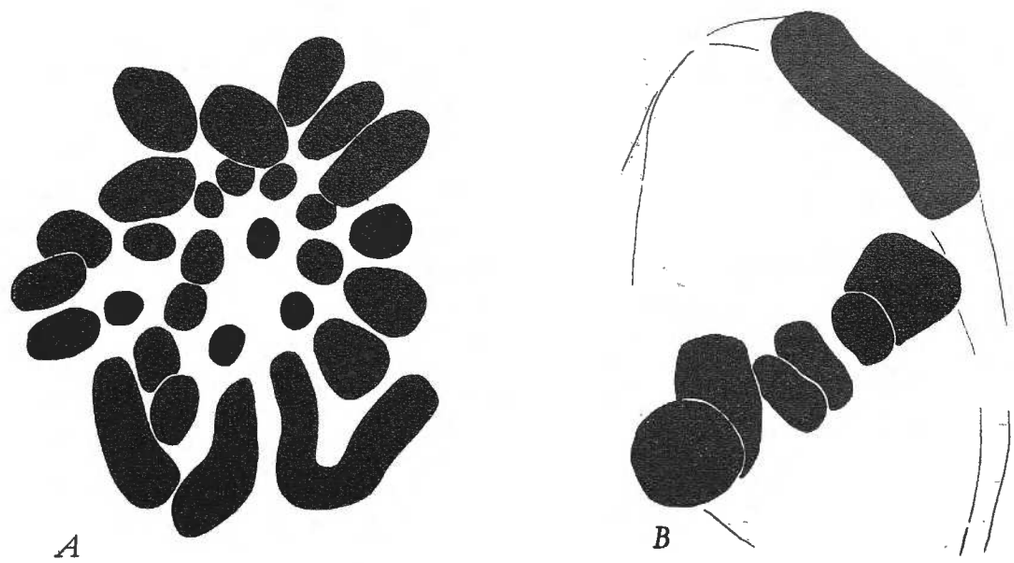


FIG. 3. — *Eugaster guyoni*. — A. — Métaphase de spermatogonie secondaire; B. — Première division de maturation. Gr. : 5.500.

leux, en nombre variable suivant les espèces, et, à la périphérie, une rangée d'éléments droits, plus ou moins allongés. Le nombre de 29 n'avait été trouvé jusqu'ici que chez deux espèces : à savoir *Steiroxys trilineatus* Thomas (*Decticinae*), étudié par DAVIS (1908), et *Phasgonura viridissima* L., décrit par MOHR (1919). Or, l'une et l'autre possèdent une paire de grands autosomes courbés. Ces deux exemples classiques plaidaient en faveur de cette opinion de ROBERTSON (1916) que, dans les grandes familles d'Orthoptères au moins, lorsque le nombre d'éléments d'une espèce est plus faible que dans les formes voisines, cette diminution n'est qu'apparente; elle serait due, en réalité, à la soudure de deux éléments simples, à insertion terminale, en un chromosome en U, « bivalent ». Ainsi, pour le cas du *Steiroxys*, « if we assume that the two large V's are twofold, the number in reality is thirty one » (p. 217). L'absence de chromosome courbé, à insertion médiane, est donc particulièrement intéressante à rele-

ver chez l'*Eugaster*. Ses plaques diploïdes, aux vingt-neuf éléments, tous simples, montrent que les observations précédentes ne peuvent pas être généralisées et que les conclusions qu'on pouvait en tirer ne sont pas applicables à la famille entière des *Tettigoniidae*.

Par ailleurs, en ce qui concerne l'hétérochromosome, l'*Eugaster guyoni* se distingue du *Phasgonura viridissima*, qui a pourtant le même nombre de chromosomes, mais possède un élément impair courbé, semblable aux grands autosomes « bivalents ». Il se rapproche, au contraire, en cela, du *Steiroxys trilineatus* et d'autres espèces à chromosomes plus nombreux, telles qu'*Orphania denticauda* Charp. (DE SINÉTY, 1901), *Tettigonia verrucivora* L. (BUCHNER, 1909) et *albifrons* F. (DE WINIWARTER, 1931).

RESUME

La formule chromosomique de trois Orthoptères (deux *Gryllidae* et un *Tettigoniidae*) a été déterminée :

Nemobius sylvestris a seize autosomes et un hétérochromosome en U, à branches longues et grêles.

Gryllomorpha dalmatina a douze autosomes et un hétérochromosome à insertion subterminale.

Eugaster guyoni a vingt-neuf chromosomes simples, dont quatorze globuleux et un hétérochromosome en bâtonnet très long.

La comparaison avec les formules déjà connues des espèces voisines montre que :

Le nombre seul d'éléments ne permet pas de rapprocher entre elles les diverses espèces d'une tribu, ni même d'un genre (*Nemobius*);

La forme de l'hétérochromosome est plus caractéristique des affinités admises par la systématique;

Le nombre d'éléments peut diminuer, même chez les *Tettigoniidae*, sans qu'il y ait formation de chromosomes courbés, à insertion médiane (*Eugaster*).

Laboratoire de Zoologie, Faculté libre des Sciences, Lille.

BIBLIOGRAPHIE

1909. BUCHNER, P., Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Reduktion. (*Arch. für Zellf.*, III, pp. 335-430.)

1908. DAVIS, H. S., Spermatogenesis in *Acrididae* and *Locustidae* .(*Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.*, LIII, pp. 59-158.)

1934. FAVRELLE, M., Recherches sur la spermatogenèse des Phasmes. Paris, 155 pages.

1926. HONDA, H., The chromosome numbers and the multiple chromosomes in *Gryllidae*. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, II, pp. 562-564.)

1919. MOHR, O. L., Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei *Locusta viridissima*. (*Arch. Biol.*, XXIX, pp. 579-752.)

1927. OHMACHI, F., Preliminary note on cytological studies on *Gryllodea*. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, III, pp. 451-456.)

1929*a*. OHMACHI, F., On the chromosome-numbers and sex-chromosomes of four species of *Gryllodea*. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, V, pp. 354-356.)

1929*b*. OHMACHI, F., A short note on the chromosomes of *Tridactylus japonicus* de Haan and its taxonomical position. (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, V, pp. 364-366.)

1916. ROBERTSON, W. R. B., Chromosome Studies. I. Taxonomic relationships shown in the chromosomes of *Tettigidae* and *Acrididae* : V-shaped chromosomes and their significance in *Acrididae*, *Locustidae* and *Gryllidae*; chromosomes and variation. (*Journ. Morph.*, XXVII, pp. 179-332.)

1901. SINÉTY, R. DE, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. (*La Cellule*, XIX, pp. 1-164.)

1931. WINIWARTER, H. DE, Évolution de l'hétérochromosome chez *Tettigonia* (*Decticus*) *albifrons* Fabr. (*Arch. Biol.*, XLII, pp. 201-228.)

AU SUJET DE LA PHYLOGÉNIE DU GENRE *HYDRAENA* (Col. *Palpicornia* Fam. *Hydraenidae*)

PAR

A. d'ORCHYMONT (Bruxelles).

On sait combien il est difficile, à cause du chevauchement continuel des caractères palin- et coenogénétiques (1), d'établir une classification rationnelle des *Hydraena*. Par ses élytres régulièrement paurosériés, *Haenydra* par exemple, l'une des grandes subdivisions du genre, est à rattacher directement à la souche de celui-ci; il en est de même des premiers phyla (*pulchella*, etc.) de l'autre grande subdivision, celle des *Hydraena* s. str.; mais ici les séries élytrales, bien que réduites, comme chez *Haenydra*, à 5-7 entre la suture et le calus huméral, sont très rarement bien régulières et bien espacées. Par contre, la perte des paramères à l'édéage chez les *Haenydra* (fig. 2) alors que les *Hydraena* s. str. en sont constamment pourvus (fig. 1), est certainement secondaire, quoique monophylétique. Les *Haenydra* ne sont représentées que dans les contrées plus ou moins montagneuses : 1° de l'Europe depuis la Norvège jusqu'à l'Algarve au Portugal, l'Andalousie, la Corse et la Sardaigne, l'Italie péninsulaire, le Péloponèse, le Bosphore sur sa rive de Roumélie, et l'Oural (Slatoust); 2° du Caucase jusqu'en Arménie; 3° du bord Nord-Ouest de l'Asie Mineure, c'est-à-dire d'après mes captures, l'île de Lesbos (2), la presqu'île de Kyzikos ou Kapu Dag, au Sud de la mer de Marmara, le Keschisch Dag (3) ou Olympe de Brousse, enfin le Bosphore sur

---

(1) Voir *Bull. et Ann. Soc. Ent. Belg.*, LXXI, 1931, p. 71.

(2) Il s'agit d'une espèce nouvelle, inédite encore, dont un ♂ ♀ fut trouvé aux environs d'Agiasos. Les *H. levantina* et *smyrnensis* J. Sahlberg, décrites de Lesbos (Mitylène) et des environs de Smyrne, placées par cet auteur parmi les *Haenydra*, sont des *Hydraena* s. str. J'ai vu les types [au Musée d'Helsinki, Finlande].

(3) J'ai vu aussi un ♂ unique — paratype — d'Amizmiz au Maroc, d'une espèce décrite de la région européenne, portugaise et espagnole, avoisinant le détroit de Gibraltar (*H. exasperata* m.), mais cette capture exige confirmation. Cette espèce se trouve aussi à Cordoba (Andalousie) et à El Escorial (Nouvelle-Castille).

sa rive d'Anatolie. Il est très homogène, malgré des réalisations parfois très différenciées, ordinairement d'ordre sexuel, tant primaire que secondaire. Quant aux *Hydraena* s. str., sous-genre le plus nombreux en espèces, il a envoyé des représentants dans presque toutes les contrées du globe, à l'exception principalement du Chili et de la Nouvelle-Zélande. Mais le premier de ces lointains pays héberge cependant le représentant le plus primitif de la famille des *Hydraenidae*, le genre *Hydraenida* Germain, dont l'édéage — je viens de le constater sur un exemplaire authentique de l'*Hydraenida ocellata Germain* — est garni de deux courts paramères; en Nouvelle-Zélande le genre *Hydraena* est remplacé par *Orchymontia* Broun, 1919 (syn. : *Hydraenodes* Broun, 1921), dont l'édéage n'a pu encore être

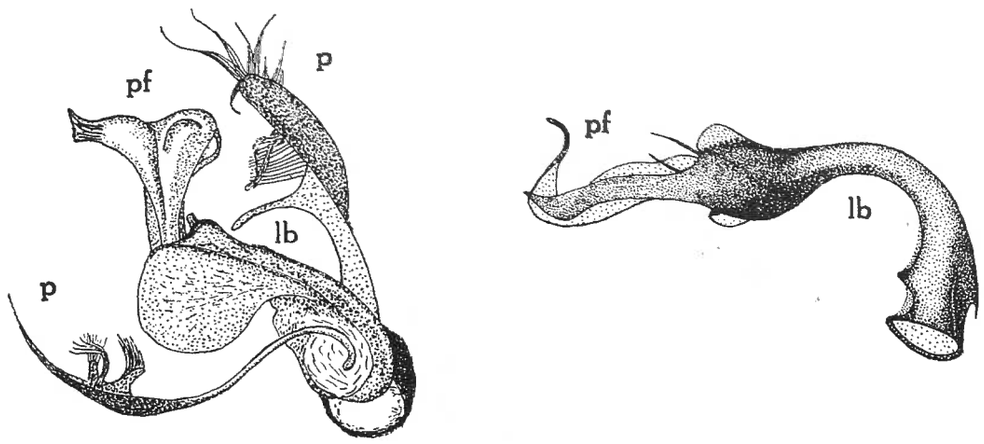


FIG. 1. — Édéage d'une *Hydraena* s. str. (*armata* REITTER).
pp = paramères; *lb* = lobe basal; *pf* = partie fonctionnelle de l'organe ou lobe médian. ×100.

FIG. 2. — Édéage d'une *Haenydra* (*planata* KIESENWETTER).
Les lettres ont la même signification que dans la figure 1. ×100.
Remarquer l'absence de paramères *pp*.

examiné. Il n'y a pas d'*Hydraena* non plus dans certaines îles, cependant très montagneuses et non dépourvues d'eau courante, comme, par exemple, Gran Canaria, du groupe des Canaries, Madère (1), etc.

Il est encore prématuré de songer à rédiger une monographie du genre *Hydraena*, monographie qui devrait exprimer les relations de parenté existant entre les quelque 150 espèces connues. Car si quelques-unes de celles-ci peuvent déjà être réunies en séries phylétiques d'espèces, très limitées en étendue d'ailleurs, d'autres ne peuvent encore être hiérarchisées. L'étude des diverses formes,

(1) La description — très sommaire, bien trop même — d'une *Hydraena carinulata* Rey de Madère (1886) paraît reposer sur une erreur de provenance. Ni Wollaston, ni Fauvel, ni moi-même nous n'avons pu trouver d'*Hydraena* dans cette île. Quant au type de *carinulata* (Lethierry), il n'a pu être retrouvé. Il y a une espèce d'*Hydraena* (*sinuaticollis* Wollaston) à l'île de Ténérife et à celle de La Gomera. Je l'ai reprise cette année dans ces deux îles, mais je l'ai vainement cherchée à Gran Canaria.

paléarctiques et exotiques, prises individuellement, n'est pas encore assez avancée, bien que cette étude le soit déjà davantage chez les *Haenydra*, que chez les *Hydraena* s. str. Certains noms sont toujours encore des énigmes qu'il faudra débrouiller d'abord. Enfin il reste une bonne série de formes nouvelles à étudier et à décrire : celles-ci feront apparaître ou expliqueront certaines affinités existant entre espèces voisines.

Mais on peut, en appliquant les principes exposés dans un travail antérieur (1), dresser dès maintenant un tableau résumant la phylogénie du genre en tant que l'évolution de celui-ci porte sur sa subdivision en grandes catégories, l'étendue et l'homogénéité de celles-ci étant bien plus grandes que celles des séries phylétiques d'espèces. Dans la publication dont il s'agit, j'avais envisagé l'opportunité de distinguer peut-être un jour des formes comme *pulchella* et *pygmaea*, par un nom de sous-genre nouveau, à proposer. Mais je me vois forcé d'y renoncer, ne parvenant pas à circonscrire cette subdivision; certains exemplaires d'*H. subirregularis* Pic (*calabra* Knisch), par exemple, et aussi *Sharpi* Rey forment transition évidente entre les deux groupes distingués plus loin dans le sous-genre *Hydraena* in sp. Quant aux sous-genres monospécifiques *Holcohydraena* et *Taenhydraena* de Kuwert, je les ai admis, bien que je ne sois pas encore tout à fait convaincu de la validité du premier. Ce sont en somme des *Hydraena* s. str. spécialisées dans un sens déterminé; la première coupe a du reste été proposée avant la découverte et la divulgation, en 1893, d'*H. sternalis* Rey, dont le ♂, comme celui de *pachyptera* et de *simonidea*, ne présente pas de plaques longitudinales glabres au métasternum. Or, c'est précisément l'absence de ces plaques, mais aussi bien chez la ♀ que chez le ♂, qui caractérise uniquement *Holcohydraena*, car les autres caractères — sillon longitudinal postérieur du métasternum pour Kuwert, front impressionné, sculpture forte et dense du dessus pour Ganglbauer — n'ont pas de valeur subgénérique. Par contre, la validité du sous-genre *Phothydraena* paraît mieux établie, car elle s'appuie sur plusieurs particularités de structure bien spéciales et qui sont communes aux trois espèces qu'on y range. Enfin, c'est avec raison que Ganglbauer a supprimé le sous-genre *Hoplydraena* Kuwert, qui n'était basé que sur un caractère sexuel secondaire, les tibias postérieurs du ♂ garnis d'une forte épine intérieure. Ce peut-être là une caractéristique de phylum d'espèces, mais non de sous-genre. *Hoplydraena* doit rentrer parmi les *Hydraena* s. str., au même titre que d'autres espèces présentant en commun des caractères sexuels de même ordre, comme, par exemple, le phylum *Britteni, morio, pachyptera, riparia, sternalis*, chez lequel le dernier article des palpes maxillaires ♂ est anguleusement asymétrique au côté interne.

Quelques remarques au sujet de la nomenclature de l'un de ces sous-genres, *Haenydra* notamment, sont de circonstance.

---

(1) *Mém. Soc. Ent. Belg.*, XXIII, 1930, pp. 35-36.

TABLEAU RESUMANT LA PHYLOGENIE DES « HYDRAENA »

				Elytres entre la suture et le calus huméral avec :
Édéage pourvu de deux paramères (1) (fig. 1).	Élytres contre le bord externe, avant l'angle sutural, sans points translucides. Métasternum sans plages glabres supplémentaires.	Interstries des élytres non alternativement costiformes. Pseudépipleures des élytres, même lorsqu'ils sont très larges, s'arrêtant un peu avant l'angle sutural.	Métasternum avec deux plaques glabres bien développées ou réduites (*pygmaea* ♀) ou sans plaques glabres mais alors seulement chez certains ♂♂ (*sternalis*, *pachyptera*, *simonidea*) **Hydraena s. str.**	5-7 séries ± irrégulières ou même embrouillées [*pulchella*, *pygmaea*, *Sharpi*, etc.; *subirregularis* (*calabra*), etc.];
				7-10 séries ± embrouillées [*filum*, etc., *angustata*, etc.] ou très régulières [*similis*, *riparia*, etc., *spinipes*, etc., *grandis*, etc.];
			Métasternum sans plaques glabres (2) dans les deux sexes. **Holcohydraena.**	7-8 séries de points très embrouillées au delà de la troisième interne (*rugosa*);
		Interstries alternes des élytres costiformes. Pseudépipleures des élytres demeurant appréciables jusque contre l'angle sutural.	Métasternum sans plaques glabres dans les deux sexes. **Taenhydraena.**	8-9 séries de points régulières (*exarata*);
	Élytres avec quelques gros points translucides en cet endroit.	Interstries tous étroits. Pseudépipleures des élytres demeurant appréciables, même à l'angle sutural.	Métasternum avec un rudiment ± développé de carène lisse à l'extérieur des plaques glabres médianes qui sont cariniformes et convergent en se réunissant en avant. Il paraît ainsi y avoir quatre carènes lisses et glabres. **Phothydraena.**	7-8 séries de points régulières [*testacea*, *Paganettii*, *pallidula*].
Édéage sans paramères (fig. 2).	Élytres sans points translucides, avec 5-6 séries, ordinairement très régulières, de points entre suture et calus huméral.	Métasternum avec deux plaques lisses . . . . . **Haenydra** (*Hadrenya* REY, ex p.)		[*lapidicola*, *gracilis*, *dentipes*, *minutissima*, etc.]

(1) L'édéage d'*H. exarata*, que je viens d'examiner pour la première fois, est aussi pourvu de deux paramères.

(2) Ce caractère pourrait être secondairement acquis. J'ai pu vérifier maintenant aussi l'édéage d'*H. rugosa* : il y a deux parameres.

Hydraena minutissima Stephens, 1829 (*flavipes* Sturm, 1836; *atricapilla* auctor. ab 1881), fut rangée par Rey ([1]), avec *Sieboldi* (=*pygmaea*), dans un sous-genre *Hadrenya*. L'espèce est citée en premier lieu sous *flavipes* dans la publication; elle a été désignée par moi comme subgénotype sous *H. atricapilla* auctor ([2]). Comme j'en ai exprimé l'avis en même temps, ce sous-genre est artificiel et à supprimer comme synonyme d'*Haenydra*. Il était basé sur la forme des plaques lisses du métasternum, « réduites à de fines carènes assez brillantes et subparallèles » (Rey). Ceci n'est vrai que pour le ♂ et non pour la ♀ de *minutissima*, dont les plaques lisses métasternales sont plus larges. C'est d'ailleurs souvent le cas chez les ♀ ♀ d'*Hydraena*, quel que soit le sous-genre auquel elles appartiennent. *H. Sieboldi* (=*pygmaea*), l'autre espèce introduite par Rey dans *Hadrenya*, est, il est vrai, finement carénée sur le métasternum, aussi bien chez le ♂ que chez la ♀, mais, chose bien plus importante, l'édéage est encore muni de paramères; elle n'appartient donc pas à la même catégorie naturelle que *minutissima*, laquelle est dépourvue de paramères à l'édéage. Cette dernière espèce, ne possédant en outre que cinq séries régulières et espacées de points primaires entre la suture et le calus huméral, est à ranger parmi les *Haenydra* Rey, sous-genre cité avant *Hadrenya* dans la publication. Comme je l'ai fait remarquer déjà, toutes les espèces de ce sous-genre sont dépourvues de paramères chez le ♂, et toutes ont les élytres régulièrement paurosériés (5-6 séries bien espacées entre la suture et le calus huméral).

C'est Bedel qui, en 1881 ([3]), et sans justification, a remis le nom *atricapilla* (Waterhouse, 1833) ([4]) en usage pour cette petite espèce si caractéristique et dont le ♂ a en outre le dernier article des palpes maxillaires anguleusement dilaté vers l'intérieur. Ce dimorphisme sexuel, découvert par Kiesenwetter ([5]), n'est pas mentionné par Waterhouse, ni par Stephens ([6]), qui s'est borné à analyser le mémoire de ce dernier, ni encore par Spry ([7]). Pas davantage pour le synonyme *flavipes* d'avant Kiesenwetter, par Strum, l'auteur ([8]), ni par Mulsant ([9]). Quant au type unique de *minutissima* Stephens, il a pu être examiné encore (British Museum); il est de sexe ♂; ses palpes maxillaires présentent la forme particulière rappelée ci-dessus. Si l'interprétation de Bedel

---

([1]) *Ann. Soc. Linn. Lyon*, XXXII, 1885 (1886), p. 96.
([2]) *Mém. Soc. Ent. Belg.*, XXIII, 1930, p. 35.
([3]) *Fne Col. Bass. Seine*, I, 1881, p. 297.
([4]) *The Entomoligal Magazine*, I, 1833, pp. 292-293 (*Amphibolus atricapillus*).
([5]) *Linnaea entomologica*, IV, 1849, p. 186.
([6]) *Ill. Brit. Ent. Mandib.*, V, appendix, 1835, p. 398; *Man. Brit. Col.*, 1839, p. 86.
([7]) *Brit. Col.*, 1840, p. 32, pl. 38, fig. 5.
([8]) *Deutschl. Fna Käf.*, X, 1836, p. 78, t. CCXXV, fig. cC.
([9]) *Hist. Nat. Col. Fr. Palp.*, 1844, p. 84.

était exacte, *Amphibolus*, coupe monotypique ne comprenant que l'espèce de Waterhouse, ne serait pas un synonyme pur et simple d'*Hydraena*, comme les catalogues l'admettent, mais le sous-genre *Haenydra* devrait s'appeler *Amphibolus*. L'article 25 (nouveau) des *Règles internationales de Nomenclature* assure, en effet, aux noms proposés avant le 1er janvier 1931, une priorité plus grande qu'à ceux publiés après le 31 décembre 1930.

Cependant, j'ai établi que l'*Amphibolus atricapillus* initial est douteux, aussi bien comme espèce que comme coupe générique ou subgénérique. Le génotype, un unique, n'existe plus et n'a pu être commenté dans une publication par une personne autorisée, avant sa disparition. Même Stephens, contemporain de Waterhouse, paraît ne pas avoir eu l'occasion de l'examiner. Au reste, même s'il pouvait être prouvé plus tard que l'*A. atricapillus* de 1833 était réellement la même espèce que l'*H. flavipes* de 1849 ou l'*H. atricapilla* de 1881, remettre en vigueur l'ancien nom, presque oublié, en élargissant nécessairement la notion qu'en avait l'auteur, n'aurait d'autre résultat que de bouleverser inutilement, sans profit pour personne, une nomenclature adoptée depuis près de cinquante ans, en ce qui concerne une catégorie d'insectes figurant sous *Haenydra* dans nombre de publications et dans presque tous les traités récents consacrés à la faune coléoptérologique des pays d'Europe. Ce ne serait même pas un devoir d'équité envers l'auteur ancien, attendu que la création du genre *Amphibolus*, dont l'opportunité était déjà mise en doute par Stephens (1), n'était pas basée sur des constatations bien pertinentes. Logiquement Rey aurait dû s'abstenir cependant, en 1886, de créer le nom de sous-genre *Hadrenya*. Puisqu'il croyait se trouver en présence de l'*A. atricapillus* original (2), qu'il nommait *flavipes*, il aurait dû reprendre la dénomination *Amphibolus* existant depuis 1833; cela n'aurait toutefois simplifié les choses qu'à demi, attendu que, jugeant d'après des apparences, il rangeait cette *flavipes* et les espèces du groupe de la *lapidicola* (*Haenydra*) dans deux sous-genres différents. Quant aux noms *Spaenhydraena* et *Grammhydraena* Kuwert (3), c'était des appellations mort-nées, de simples synonymes des désignations choisies par Rey deux ans auparavant. Le principe appliqué par l'auteur pour les proposer est la négation de la loi de priorité en ce qui concerne la nomenclature des sous-genres déjà valablement établis (4).

Comme on le voit, cette nomenclature est une succession d'erreurs, heureusement en grande partie déjà rectifiées. Pour stabiliser cette nomenclature défi-

---

(1) *L. c.*, 1835, p. 398.

(2) REY, *l. c.*, p. 110 : « On rapporte à *flavipes* l'*atricapilla* de Waterhouse ».

(3) *Deuts. Ent. Zeits.*, XXXII, 1888, p. 114.

(4) Voici, ce principe : le nom du sous-genre est composé de celui du genre précédé d'un préfixe. Ce principe est bon pour les noms de sous-genres nouveaux à proposer, mais est inapplicable aux coupes subgénériques déjà nommées.

nitivement, on aimerait voir inscrire le nom *Haenydra* Rey, le seul en usage actuellement, dans la liste des « nomina conservanda », avec une synonymie basée sur les considérations qui précèdent et que voici :

Hydraena subg. **Haenydra** Rey, 1886 (ex p.; — *pulchella*) (1) nomen conservandum. Subgénotype : *Hydraena lapidicola* Kiesenwetter (2).

Synonymes :

? *Amphibolus* Waterhouse, 1833 (nomen inusitatum).

Hadrenya Rey, 1886 (ex p.; — *Sieboldi=pygmaea*) (1).

Sphaenhydraena Kuwert, 1888 (ex p.; — *spinipes=Hydraena* s. str.; — *pulchella*) (1).

Grammhydraena Kuwert, 1888 (ex p.; — *Sieboldi=pygmaea* [1]; — subsp. *reflexa* Rey [1]; — *Stussineri* Kuwert=*Hydraena* s. str.)

Grammydraena Seidlitz, 1888 (ex p.; — *Sieboldi=pygmaea*) (1).

Sphaenydraena Seidlitz, 1888 (ex p.; — *pulchella*) (1).

Pour des cas de l'espèce, Heikertinger (3) vient de proposer d'appliquer ce qu'il appelle le « principe de continuité ». En vertu de ce principe, le spécialiste serait autorisé, sans procédure spéciale, à désigner lui-même le nom à conserver définitivement, par l'adjonction de la mention « fix. » (fixum). Les formalités à remplir actuellement pour la fixation, par dérogation à la loi de priorité absolue, des « nomina conservanda » sont en effet trop lentes, trop compliquées, et la portée de la mesure n'est pas assez générale. Ceci intéresse la généralité des zoologistes-systématistes et mériterait de retenir la sérieuse attention des sections de nomenclature des congrès internationaux d'Entomologie et de Zoologie.

Musée royal d'Histoire naturelle, Bruxelles.

---

(1) Paramères présents à l'édéage.

(2) Nom cité en premier lieu par Rey dans son travail de 1886 (*l. c.*, pp. 95 et 96). Cette espèce alpine offre l'avantage de pouvoir être reconnue au premier coup d'œil, sans extraction des *genitalia*, à l'épaississement très apparent et unique dans le sous-genre des trois articles terminaux des palpes maxillaires du ♂.

(3) *Entom. Rundschau*, 52, 1935, pp. 199-202.

SEX RATIOS AND SEX CHANGES IN MOLLUSKS

BY

W. R. COE (New Haven, Conn.).

In nearly all groups of mollusks, and particularly in the gastropods and pelecypods, the sex ratios of supposedly dioecious species have been found to differ widely in various environments, in various size groups and at various ages. Some collections show that all or nearly all the individuals are of the same sex, regardless of the fact that no intentional selection as to age or size has been made.

Some of the most notable contributions to our knowledge of these aberrant sex ratios have been made by the distinguished zoologist in whose honor this volume has been prepared, Professor Paul Pelseneer. His investigations (Pelseneer, 1926) have shown that the proportions of the sexes in all groups of mollusks usually show a considerable departure from equality, and in some species the deviation is very great. Of the many species of gastropods, lamellibranchs and cephalopods which he has so extensively studied, the majority indicate that the females exceed the males in number by an average of about 3 to 12 per cent. In relatively few species are the males the more abundant sex.

Pelseneer (1926) has also demonstrated that in those species of mollusks which show an excess of females among the older members of the population there are more males in the group of younger individuals than among the older. It is obvious therefore that the males must disappear more rapidly than the members of the other sex.

This could be explained by assuming that the males have a shorter life; that is, that they have a higher mortality rate or less resistance to unfavorable environments than have the females. Another theoretical explanation would be that for each individual the environment might determine which of the two alternative sexual conditions would develop, as is known to be the case in some species both of plants and of animals. There remains also the possibility that the sex may actually change from male to female during the lifetime of at least

some of the individuals that comprise any given population. The evidence as to the validity of each of these explanations will be examined in this paper.

Careful study of all stages in the life histories of some of the species that have been shown to exhibit these aberrant sex ratios has revealed that they have a strong tendency toward protandry and that the functional sexual phase may actually change during the lifetime of the individual. Of such forms the viviparous and oviparous oysters, the quohog (*Venus*), *Teredo, Patella* and *Crepidula* have been the most thoroughly studied and in all of these it has been found

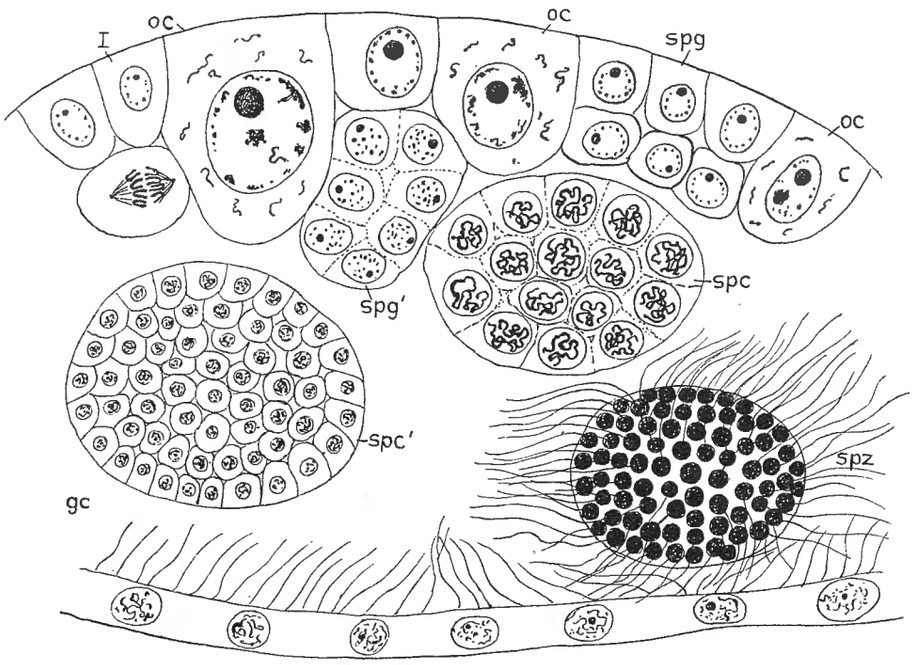


FIG. 1. — Portion of bisexual gonad of *O. lurida*, showing cortical layer of ovocytes, with balls of spermatocytes and spermatozoa in the lumen. Letters as in figure 2.

that many or nearly all individuals experience at least one change of functional sexuality during a normal lifetime. In some there is an alternating rhythm of male and female phases; in others the sex change is evidently dependent upon metabolic or environmental conditions, while in the three species of *Crepidula* which have been most fully investigated only a single change, from male to female, occurs.

Functional hermaphroditism, with frequent or occasional self-fertilization, is found in numerous species both of gastropods and pelecypods. In some the hermaphroditic phase is preceded by a functional male phase and in at least one species of gastropod, *Limax laevis*, the initial sexual phase, preceding the hermaphroditic condition, may be either male or female, depending upon the environmental conditions under which the young animal develops (Rosenwald, 1926).

A thorough investigation of each phase in the life cycle has shown that at least some of the hermaphroditic gastropods are strictly protandric in that the sperm produced during any breeding season, including the first, are ripened and discharged before any of the ova are liberated. In *Valvata*, for example, a functional male phase always precedes the female phase and at the next breeding season the sequence is repeated (Furrow, 1934).

The sequence of functional phases may be indicated thus :

Male .. Female .. Recuperation ... Male .. Female, etc.

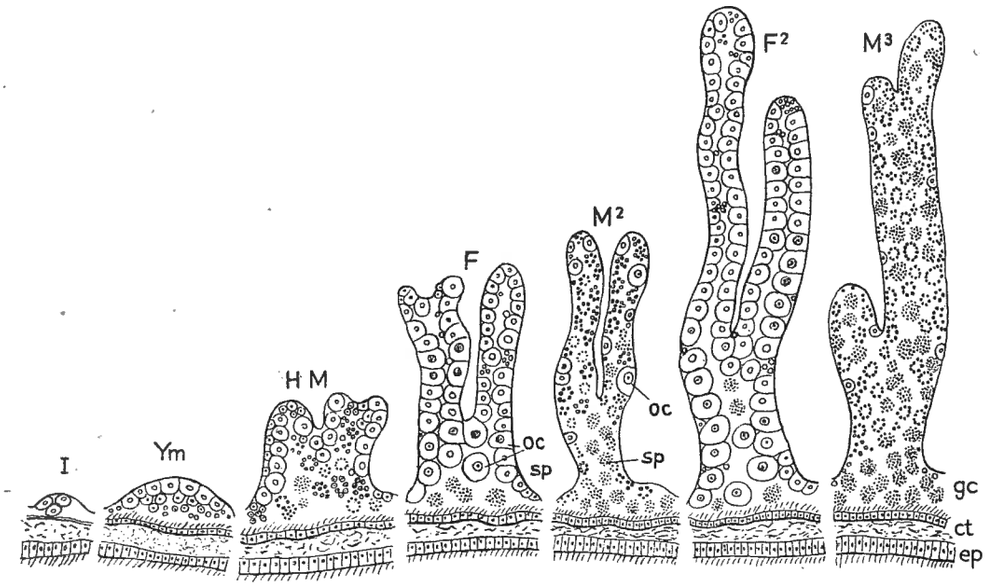


FIG. 2. — Diagram showing the sequence of sexual phases in *Ostrea lurida*. *I*, primary indifferent gonad; *Ym*, bisexual gonad with ovocytes on wall of follicle and spermatogenic cells in lumen; *HM*, first (hermaphroditic) male phase; *F*, extension of follicles and growth of ovocytes in female phase; some sperm-balls remain; *M²*, *F²*, *M³*, second male phase, second female phase and third male phase respectively; *ct*, connective tissue and *ep*, epithelium of body wall; *gc*, genital canal; *oc*, ovocytes; *sp*. sperm balls.

In the larviparous oysters there is a similar but less regular alternating rhythm of male and female phases, the initial phase being male. The histological basis of these changes of sex depends upon the essential bisexuality of the primary gonad which consists of a cortical layer of ovogonia with spermatogenic cells filling the lumens (fig. 1). Rapid proliferation of the spermatogenic cells soon brings the gonad into the functional male phase. Following the discharge of most of the sperm balls the ovocytes reach maturity. The individual now functions as a female, the eggs being fertilized and the larvae reared within her mantle cavity. Meanwhile residual spermatogonia remaining from the initial male phase begin proliferation for the second male phase which may follow directly after the larvae are discharged (fig. 2).

In *Ostrea lurida* three sexual phases may thus take place in one year on the coast of Southern California if the individual is hatched in early Spring. But individuals from broods hatched later in the year or living in colder waters may complete only two, or even only one of those sexual phases during the first year (Coe, 1934). In *O. edulis* the conditions are similar (Orton, 1926-1927).

But it is doubtful whether all individuals in these species experience this sexual rhythm. A small proportion of the young individuals appear to retain the initial male phase for at least a year or more and possibly for their entire lives. These so-called true males have fewer and smaller ovocytes in the gonads. Still other individuals, known as secondary males, show an intermediate condition between the hermaphroditic males and the true males. In these the initial male phase is of longer duration than in the former and the young gonad has correspondingly fewer ovocytes. The relative proportion of these types of individuals appears to be correlated to some extent with the environmental and metabolic conditions under which they mature, but there is some evidence that differences in hereditary factors may give some individuals a more feminine or a more masculine tendency than others. Similar metabolic and hereditary factors presumably underlie the later sequence of sex changes.

In the larviparous oysters the sequence of sexual phases may be represented as follows, the first recuperation period depending upon the time of year when the larva was hatched :

(*a*) Male .. Female .. Male .. Recuperation ... Female .. Male .. Recuperation ... Female .. Male, etc.

(*b*) Male .. Female .. Recuperation ... Male .. Female .. Male .. Recuperation ... Female .. Male, etc.

(*c*) Male (true male) .. Recuperation ... Male .. Recuperation ... Male (or female?).

In the more northern portion of its range the phases of *O. edulis* appear to be :

(*d*) Male .. Recuperation ... Female .. Recuperation ... Male .. Recuperation ... Female, etc.

In the oviparous oysters, as *Ostrea virginica, O. gigas, O. cucullata* and *O. commercialis* the primary gonad is usually more or less distinctly bixexual (fig. 3) and the sequence of sexual phases also appears to be strongly influenced by the metabolic conditions preceding gametogenesis, with a strong tendency toward protandry (Coe, 1934). In such localities and under such environmental conditions as are favorable to the rapid growth and early sexual maturity of the young oysters the initial male phase may be omitted or aborted in some individuals, the first functional sexual phase being female. The proportion of individuals which thus function as females at the end of their first year is evidently correlated with the environmental conditions. The more favorable these condi-

tions are, as indicated by the rapidity of growth, the greater the proportion of females. Here again the sex differentiating mechanism is so labile as to be largely dependent upon the environmental or metabolic conditions.

The sexual phases assumed after the first breeding season appear likewise to be governed by metabolic conditions, the change of sex taking place during the recuperative period between two breeding seasons (Amemiya, 1929; Needler, 1932; Roughley, 1933; Coe, 1934). In the adult population the ratio of the two

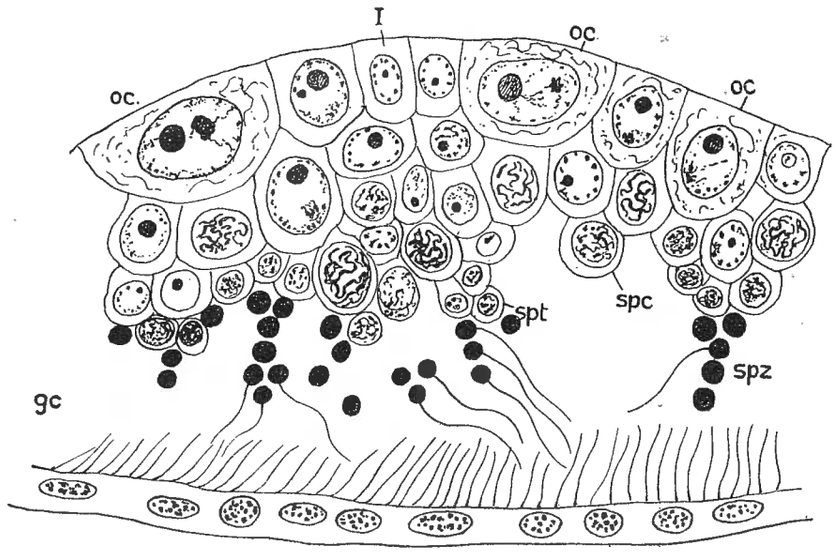


FIG. 3. — Portion of primary bisexual gonad of *Ostrea virginica*, showing the cortical layer of indifferent gonia (*I*) and ovocytes (*oc*), with spermatogenic cells filling the lumens; *gc*, genital canal; *spc*, spermatocytes; *spz*, spermatozoa.

sexes is about equal. The sexual phases of the oviparous oysters may be schematized as follows :

(*a*) Male .. Recuperation ... Male or female ... Recuperation .. Male or female, etc.

(*b*) Female (following abortive or omitted male phase) .. Recuperation ... Male or female .. Recuperation ... Male or female, etc.

The quohog (*Venus mercenaria*) is shown by Loosanoff to resemble the oviparous oysters in having a functional male phase when very young age and consequently while very small. Presumably there are facultative changes of sex thereafter, for an approximately equal number of each sex is found in the adult population. In this form likewise the initial, male phase may sometimes be abortive, the first functional phase being female.

Teredo navalis has a somewhat similar sequence of sexual phases but its usually shorter life limits the number of sexual changes (Coe, 1933, 1934*a*). In

the variety of this species found on the coast of southern New England, the following variations in the sexual phases have been observed :

(*a*) Male .. Female .. Recuperation ... Female.

(*b*) Male .. Female .. Recuperation ... Male .. Female.

(*c*) Male (true male) .. Recuperation ... Male .. Female (?).

(*d*) Female (following abortive male phase) .. Recuperation ... Female (or male).

These differences are due in part to the season of the year when the individual is hatched and presumably in part to differing hereditary factors as well as to environmental influences. About 90 per cent of the older and larger individuals in the population will generally be found in the female phase in autumn.

One or more changes of sex is evidently common among the Prosobranch gastropods, as Orton (1928) has shown for *Patella vulgata*.

The three species of another prosobranch *Crepidula* (*C. convexa, C. plana, C. fornicata*) found on the coast of southern New England normally function as males in their first breeding season, when the body of the individual has reached only a small size. Nearly all individuals thereafter function as females for the rest of their lives unless they are in close association with other adult individuals, preferably females. In the latter case the male phase may be retained for several yeas. The change in sex is thereby postponed until the body has attained practically its full size (Orton, 1922; Coe, 1935, 1936).

Many experiments have been devised in the effort to determine the precise nature of this apparent influence of one individual on the sexual condition of its associates (Gould, 1917, 1919), but the problem is not yet completely solved. Merely separating the sedentary individuals of *C. fornicata* which have retained the male phase for a year or more and compelling them to move about actively causes most of them to change promptly to the female phase. In one experiment about 89 per cent of the functional males thus treated began the sexual transformation within two months after the beginning of the experiment as compared with only about 15 per cent which showed the same change when left in their normal associations (Coe, 1935). The more frequently the males are stimulated to muscular activity or to the repair of their broken shells, the more rapid is their sexual transformation. Males left in pairs so that one member of the pair has forced activities while carrying on its back the other which retains its sedentary position show marked differences in the rate of sexual change. Other alterations of the environment are likewise effective. Even removing an underlying individual from its shell causes the superimposed male, although otherwise undisturbed, to show a similar response. (Coe, 1936).

Such a change of sex is not entirely similar to the sex changes or « sex reversals » which occur in the oysters or in *Teredo*, for the change is always from male to female. The changed environment merely brings into action certain hereditary factors at an earlier age than would have occurred under normal con-

ditions. The animal is prematurely aged in the sense that its definitive, female, sexual phase, normally characteristic of an older age group, appears when the body is less than half as large than it might otherwise have been at the beginning of the female phase.

In such forms as *Crepidula,* which are regularly protandric and experience but a single change of sex, the scheme of sexuality may be indicated as follows :

(*a*) Male .. Recuperation ... (if suitably associated) Male .. Recuperation ... Female .. Recuperation ... Female.

(*b*) Male .. Recuperation ... (under isolated conditions) Female .. Recuperation ... Female.

(*c*) Occasionally the initial male phase is aborted, in which case only the female phase is realized during the entire lifetime.

In some other species of mollusks there is more or less substantial evidence that at least one change of sex occurs in a considerable proportion of the population. In some forms the sex differentiating mechanism is strictly hereditary and independent of the environment to the same extent as are the other genetic factors. In others the sexual factors are so labile that even comparative slight alterations in the environment, with the associated changes in metabolism, may cause a wide departure in the sex ratios of any age groups. Still others show an intermediate condition in their response to environmental influences. But in nearly all groups there is found at least a small proportion of individuals that fail to respond to the stimuli that change the sex of the others. The former evidently have a somewhat different genetic make-up, as shown by their gonads as well as by their behavior. These genetic differences may give the young animals a more feminine or a more masculine tendency and hence a difference in their response to identical environmental influences.

The sex ratios in a representative collection of any of these forms will consequently depend upon (*a*) the locality at which it is made, (*b*) the season, (*c*) the age of the individuals selected, (*d*) the size, and (*e* for Crepidula) the associations. The sex ratios of the protandric species will thus have but little significance, since the sexual phase represented by any individual may be only the expression of a temporary condition in a life cycle in which both sexes become functional.

The question remains as to whether the excess of females which Pelseneer (1926) has reported for other species of mollusks may likewise be due to inherent capacities for sex changes. Many of his observations are in harmony with such a possibility.

On the other hand, the protandric and hermaphroditic species may prove to be only exceptional cases in mollusks, as the excellent summary by Pelseneer shows them to be in other groups of animals.

Osborn Zoölogical Laboratory, Yale University.

LITERATURE CITED

AMEMIYA, I., 1929, On the sex change in the Japanese common oyster (*Ostrea gigas*). (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, 5 : 284-286.)

BURKENROAD, M. D., 1931, Sex in the Louisiana oyster (*Ostrea virginica*). (*Science*, 74 : 71-72.)

COE, W. R., 1933, Sexual phases in *Teredo*. (*Biol. Bull.*, 65 : 283-303.)

— 1934, Alternation of sexuality in oysters. (*Amer. Nat.*, 68 : 236-251.)

— 1934*a*, Sexual rhythm in the pelecypod mollusk *Teredo*. (*Science*, 80 : 192.)

— 1935, Sexual phases in prosobranch mollusks of the genus *Crepidula*. (*Science*, 81 : 570-572.)

— 1936, Sexual phases in *Crepidula*. (*Jour. Exp. Zoöl.*, 72 : 455-477.)

FURROW, CLARENCE, L., 1935, Development of the hermaphrodite gental organs of *Valvata tricarinata*. (*Zeits. Zellforsch.*, 22 : 282-304.)

GOULD, HARVEY, N., 1917, Studies on sex in the hermaphrodite mollusc *Crepidula plana*. II. Influence of environment on sex. (*Jour. Exp. Zoöl.*, 23 : 225-250.)

— 1919, III. Transference of the male producing stimulus through sea-water. (*Jour. Exp. Zoöl.*, 29 : 113-120.)

LOOSANOFF, V. L., 1936, Sexual phases in the quohog (*Venus mercenaria*). (*Science*, 83.)

NEEDLER, ALFREDA, B., 1932, American Atlantic oysters change their sex. (*Prog. Rept. Atlantic Biol. Sta. and Fish. Exp. Sta.*, 5 : 3, 4.)

ORTON, J. H., 1922, The phenomena and conditions of sex change in the oyster (*O. edulis*) and *Crepidula*. (*Nature*, 110 : 212-214.)

— 1926-1927, Observations and experiments on sex change in the European oyster (*O. edulis*). (*Jour. Mar. Biol. Ass.*, 14 : 967-1045.)

— 1928, Observations on *Patella vulgata*. Part 1, Sex phenomena, breedling and shell growth. (*Jour. Mar. Biol. Ass.*, 15 : 851-862.)

PELSENEER, P., 1926, La proportion relative des sexes chez les animaux et particulièrement chez les Mollusques. (*Mém. Acad. roy. Belg., Sci.*, 8 : 1-256.)

ROSENWALD, K., 1926, Beeinflussung des Geschlechts von *Limax laevis*. (*Zeits. für ind. Abst. und Vererb.*, 43 : 238-251.)

ROUGHLEY, T. C., 1933, The life history of the Australian oyster (*Ostrea commercialis*). (*Proc. Linnean Soc., N. S. Wales*, 58 : 279-333.)

THE EVOLUTION OF THE SWIMMING HABIT IN THE LAMELLIBRANCHIA

BY

C. M. YONGE (Bristol).

1. — INTRODUCTION

The ability to swim is possessed by a wide variety of Mollusca. In the Dibranchiate Cephalopoda, where it is universal, the shell is reduced and internal and the necessary force is supplied by the muscles in the mantle the contraction of which drives out water through the siphon. The direction in which this is pointed controls the direction in which the animal moves. The pelagic squids are most highly adapted for rapid movement, the body being stream-lined with lateral, stabilizing fins. Amongst the Gastropoda, swimming is associated with the reduction or modification of the shell, as in *Carinaria* and the Thecasomatous Pteropoda, or its complete absence, as in *Pterotrachea* and the Gymnosomatous Pteropoda. The motive power is supplied by the foot which is modified to form lateral « wings » in the Pteropoda or a fin in the Heteropoda.

In the Lamellibranchia, on the other hand, the ability to swim has been acquired by only a few species all of which, with the exception of *Solenomya* which may, as Drew (1906) has shown, swim for short distances, are included in the Pectinacea and there confined to the Pectinidae, Amussiidae and Limidae. In these the shell is not reduced, although conditions in the Galeommatidae reveal that this can occur in the Lamellibranchia though only in association with a commensal or parasitic life. Swimming in the Lamellibranchia is carried out by movements of the shell valves and has been made possible by comparatively minor modifications of the mantle, shell and adductor muscle.

It is the aim of this paper to indicate the nature of these modifications and their probable mode of origin. This has involved a study of the literature dealing with conditions in monomyarian genera of the Filibranchia and also of the Sub-Order Ostraeacea and of the Family Aetheriidae of the Eulamellibran-

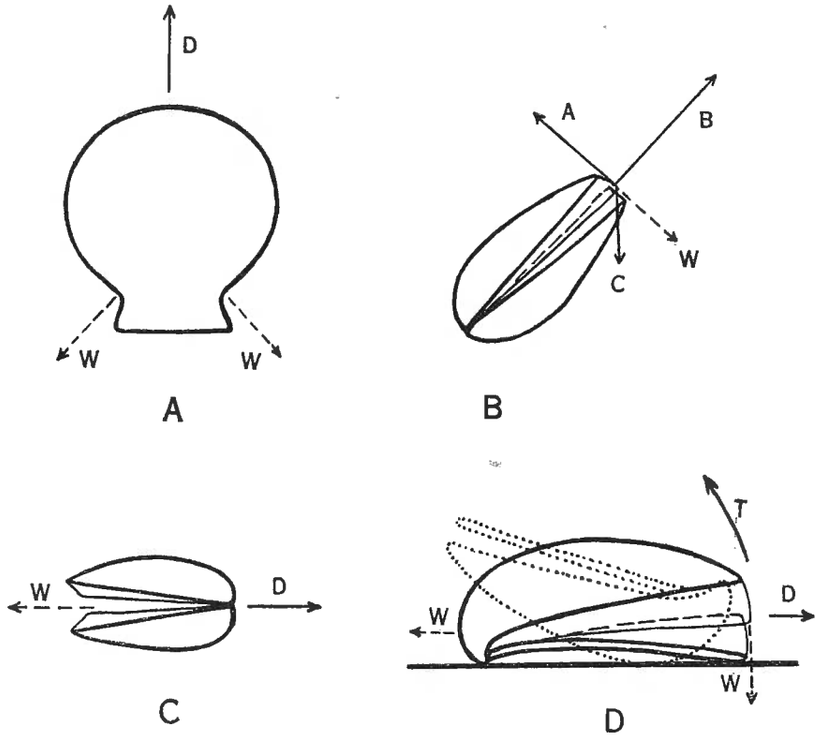
chia. As far as possible actual specimens have also been studied. Material has been obtained from a variety of sources. Specimens of *Pinctada* and *Spondylus* were obtained from the Great Barrier Reef of Australia through the kind offices of Mr. F. W. Moorhouse, a variety of other material was obtained on loan from the British Museum (Natural History) and I have to thank Mr. G. C. Robson for his assistance in this, while other material was purchased from the Plymouth Laboratory. My friend Prof. T. C. Nelson has assisted me out of the wealth of his knowledge and above all by sending me a copy of part of his forthcoming paper (Nelson, 1936). Finally I have to thank Mr. H. F. Steedman, Laboratory Steward in the Department of Zoology of the University of Bristol, for great help in the preparation of sections.

2. — MODE OF SWIMMING

Judging from the shape and delicacy of the shell, *Amussium* is probably the best swimmer amongst the Lamellibranchia. But it is an inhabitant of tropical or deep seas and little is known of its habits. *Pecten* (including *Chlamys*) contains species more specialized for swimming than does *Lima*. The larger species, such as *Pecten maximus* and *P. tenuicostatus*, do not swim so frequently or so efficiently as the smaller species. In *P. maximus* and *P. jacobaeus* the right valve, on which the animal lies, is convex and the left flat. In the giant scallop of America, *P. tenuicostatus*, both valves are convex but the right valve is flatter than the left. In the most active swimmers *P.* (*Chlamys*) *opercularis* of European waters and the American *P. irradians*, both of which live in shoals on sandy bottoms at moderate depths and make extensive migrations from time to time, both shell valves are moderately convex. This is also the case in *Amussium* where the convexity is reduced to the minimum. In *Lima* the convexity is greater than in the Pectinidae but the right and left shell valves are almost identical In the Pectinidae and in *Amussium* the shells are almost circular and are equilateral in the actively swimming species but less so in the fixed species of *Pecten* in which the anterior auricles are enlarged in association with the presence of the byssal gape and the posterior auricles tend to be reduced. In *Lima* the shell is roughly oval in outline and is not equilateral.

The swimming of *Pecten* has been described in most complete detail by Buddenbrock (1911) who has analysed the forces involved. Two swimming movements and one turning movement can be executed. In normal swimming the animal moves with the ventral region foremost, repeatedly flapping its valves and appearing, as Dakin (1909) expresses it, « to take a series of bites out of the water ». At the same time that it moves forward it moves upwards. The water taken in when the shell valves open is prevented from escaping ventrally owing to the greatly enlarged inner folds of the mantle edge or velum. Instead the greater part of it passes out at an oblique angle dorsally at the base of the auricles

on each side as shown in Text-figure 1, A. This causes the forward movement. Owing to the fact that the velum on the left (upper) valve passes down over that on the right valve a certain amount of water is forced downward from the ventral side (see Text-fig. 1, B) which causes an upward movement of the animal which thus progresses obliquely upwards in a series of jerks, falling back a little between each. When suddenly stimulated the animal moves in the opposite direction, executing the « escape » movement. In this case the velum is draw back and so does not obstruct the forward passage of water when the shell valves close and,

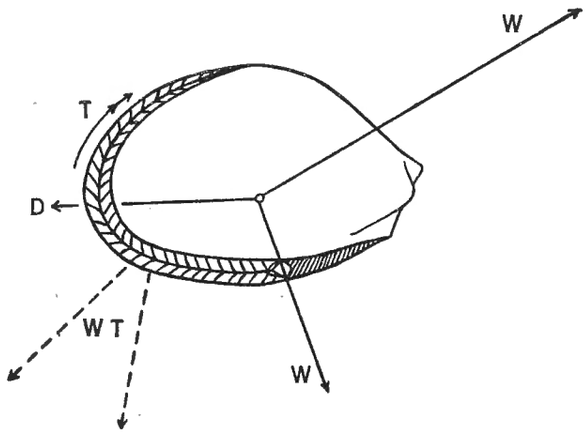


TEXT-FIG. 1. — Movements of *Pecten* (from BUDDENBROCK, 1911).
A, swimming movement, from above; D, direction in which animal moves, W, direction in which water is expelled. **B**, swimming movement, side view; A, B, C, three components of swimming movement, A, being upward movement due to expulsion of water downwards on ventral side, B, forward movement due to backward expulsion of water on dorsal side, C, downward movement due to gravity and resistance of water. **C**, escape movement, side view; lettering as above. **D**, turning movement of *P. jacobaeus;* T, direction of turning movement, other lettering as above.

as a result, the animal makes a sudden darting movement with the hinge foremost, as shown in Text-figure 1, C. All swimming species of *Pecten* lie on the right valve and when turned over on to the left valve they invariably right themselves by a characteristic turning movement. This is most clearly seen in species such as *P. maximus* or *P. jacobaeus* where the valves are different.

Turning is brought about by forcing water downward, the extended velum on the right (temporarily upper) side being arranged over that on the left side, and also dorsally as in the normal swimming movement, so that the animal moves upward and slightly forward, turning over as a result of this. The hings acts to some extent as a fulcrum in this turning movement which is illustrated diagrammatically in Text-figure 1, D. Rotating and « scuttling » movements have also been observed (see Gutsell [1931] for references to these and other observations on the movements of American species of *Pecten*).

In *Lima hians*, which has been studied by Studnitz (1931), swimming movements are neither so frequent nor so complex as in *Pecten*. This animal has a well-developed foot and is capable of crawling with the aid of this. In the



TEXT-FIG. 2. — Movements of *Lima hians* (from STUDNITZ, 1931).
D, direction of movement when swimming; T, turning movement from horizontal to vertical position preliminary to swimming; W, direction in which water expelled when swimming; WT, direction in which water expelled in the turning movement.

swimming process the animal is arranged as it is in crawling, namely with the shell valves vertical, instead of horizontal as in *Pecten*, and with the anterior side uppermost, as shown in Text-figure 2. Only one swimming movement is executed, with the ventral side foremost, and this corresponds in every way with the normal swimming movement of *Pecten* except that the upward movement (impossible owing to the orientation of the valves) is absent. As a result the animal sinks to the bottom again at the end of each movement, while these are less frequent than those of *Pecten*. The animal may also turn from a horizontal position to the vertical position assumed when swimming by forcing out water near the ventral end of the anterior margin of the shell as shown in Text-figure 2 (WT).

3. — FACTORS INVOLVED IN SWIMMING

Four sets of organs are involved in swimming. First there is the shell which tends to become more equilateral and flatter (hence better stream-lined) with increased capacity for swimming, i. e. in the series *Lima-Pecten-Amussium*. It also tends to become thinner, though not with the same regularity. Thus the shell of *Amussium* is thinner than that of *P. opercularis* which in turn is thinner than that of *P. maximus* but the shell of *Lima hians* is thinner than that of either of these species of *Pecten* although the animal is not so efficient a swimmer. Second, all swimmers are monomyarian and the solitary adductor (posterior) is divided into two regions, a larger portion composed of striated fibres and a smaller one composed of smooth fibres. In functional association with this, although actually concerned with the shell, are the absence of hinge teeth and the presence of a powerful internal cartilaginous ligament Third, the inner lobe of the mantle edges has been greatly developed, especially on the ventral side, to form the velum (1) which controls the direction in which water is expelled when swimming. Fourth, there is a notable development of sense organs which may assist swimming by orientating the movements. These consist of eyes and tentacles on the pallial margins and statocysts.

The evolution of the swimming habit has also been accompagnied by the reduction in the foot which, though still an organ of locomotion in *Lima hians*, has lost this power in *Pecten* and *Amussium*.

It is now necessary to consider the probable reasons for these modifications.

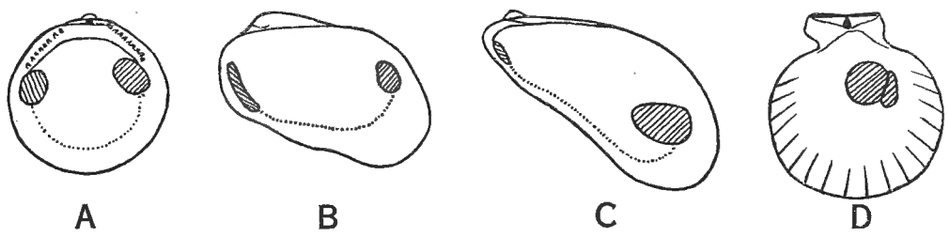
4. — CHANGE IN SHAPE OF THE SHELL

The change in the shape of the shell was undoubtedly due originally to the assumption of a fixed habit, in the first place by means of a byssus, the acquisition of the power of swimming being, it is here maintained, secondary. This change in the shell involves, as Pelseneer (1906) has shown, a shortening of the antero-posterior axis and a proportional increase in the dorso-ventral axis. The process is well shown by a comparison between the shells of different filibranchs, ranging from the Arcacea by way of the Mytilacea to the Pectinacea, and exemplified by *Glycimeris* (sand burrower, never attached), then *Modiolaria* and *Modiola* (both attached by a byssus) and finally *Pecten* (of which some species, such as *P.* (*Chlamys*) *varius* and *P.* (*Chlamys*) *pusio*, are attached by a byssus and others swim). It is clear from the outline drawings of these shells shown in Text-figure 3 that the tissues must be swinging round anteriorly because there is a

(1) Prof. T. C. Nelson informs me that he proposes to introduce the term « pallial curtains » in place of velum (Nelson, 1936). I am entirely in favour of this.

progressive movement toward the umbo and an accompanying reduction in the size of the anterior adductor muscle which ultimately, in *Pecten*, disappears. In the words of Drew (1906) « a large part of the body of *Pecten* is to be considered morphologically posterior ».

This process is revealed more clearly in development, for instance in that of *Ostrea* which has been most thoroughly studied. Stafford (1913) states that at the time of fixation the two adductors of *O. virginica* are of nearly equal size, the anterior being, if anything, slightly larger. But as the organs of the adult are formed the anterior adductor becomes smaller and moves upwards and backwards owing to the general rotation of the tissues until, when the spat is about 0.5 mm. long, it disappears altogether. The process is indicated in Text-figure 4. At the same time the posterior adductor becomes larger and more central in position. This change in position is the result primarily of the turning movement of the tissues but may have been accentuated, as Pelseneer (1906) has



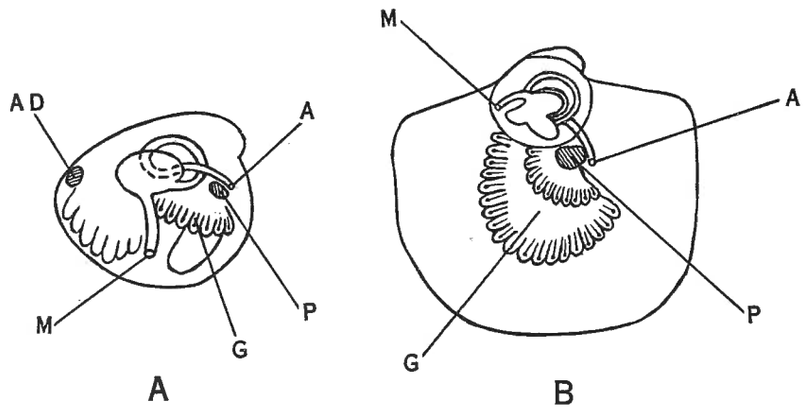
TEXT-FIG. 3. — Right valves of **A**, *Glycimeris*, **B**, *Modiolaria*, **C**, *Modiola*, **D**, *Pecten*, showing stages in the change in shape of the shell and consequent reduction and final loss of the anterior adductor resulting in the monomyarian condition. (Modified from PELSENEER 1906.)

observed, for the attainment of greater mechanical efficiency which is certainly the reason for its increase in size. The course of development in the Pectinacea is very similar, as shown by Gutsell (1931) for *P. irradians*.

Douvillé (1912) has put forward a very interesting suggestion as to the cause of these changes. This can most suitably be presented in his own words. « Dans les eaux agitées, ces filaments s'allongent et la coquille est ballottée par les courants; leur action est plus forte sur la partie postérieure plus développée comme nous venons de le voir, et elle est dirigée à peu près suivant la ligne médiane du profil latéral de la coquille. Le byssus tend alors à se placer sur le prolongement de cette ligne et du côté opposé à la poussée, et par suite à se rapprocher du côté antérieur. Dans ce mouvement il entraîne le pied auquel il adhère et celui-ci presse sur le muscle antérieur qui fait obstacle à ce mouvement; cette pression du pied gêne le développement du muscle qui s'atrophie de plus en plus; de là l'inégalité des deux muscles (le postérieur étant toujours le plus développé) qui caractérise les Anisomyaires de Neumayr. L'atrophie du muscle antérieur peut même aboutir à sa disparition complète, comme on le voit dans les Monomyaires.

Le pied occupant toujours la partie moyenne du corps de l'animal, son déplacement du côté antérieur entraîne non seulement l'atrophie du muscle correspondant, mais encore celle de toute la partie antérieure de l'animal; de là, la grande inégalité des deux côtés de la coquille dans les Avicules et dans les *Pecten*; chez ces derniers, le côté antérieur n'est plus représenté que par l'aile comprise entre la charnière et l'échancrure byssale. »

Whatever be the cause, the end result of this turning movement is that the foot (except in *Plicatula, Ostrea* and *Mulleria* where this later atrophies) comes to lie just anterior to the umbo instead of being mid-ventral. Moreover the mantle lobes remain either entirely free from one another, as in the Anomiacea and most Pectinacea, or else attached at one point only, separating the inhalent and exhalent cavities, as in the Ostraeacea. As a result the animals attach them-



TEXT-FIG. 4. — Stages in the postlarval development of *Ostrea virginica* showing changes in the shape of the shell and body and loss of the anterior adductor. (Modified from STAFFORD, 1913.) **A**, late free-swimming larva; **B**, settled spat of 1 mm length. A, anus; AD, anterior adductor; G, gills; M. mouth; P. posterior adductor.

selves permanently near the umbo with a byssus (cementation in *Spondylus, Plicatula, Ostrea* and the Aetheriidae is secondary) and so are able to draw in water with contained food particles over a wide surface. The velum controls the areas through which water enters and leaves the mantle cavity. The mantle edges may be widely separated as they are usually in *Ostrea virginica* (Nelson, 1921) or a more limited inhalent aperture be formed by their apposition, as also shown by Hopkins (1933) for *O. gigas*, except in the mid-ventral area as in *O. edulis* (Text-fig. 5, C), but in all species the mantle edges are continually altering their position (Hopkins, 1933; Nelson, 1936) thereby controlling the amount of water which at any time enters. In *Pecten tenuicostatus* the inhalent aperture may vary in position (Drew, 1906), but Orton (1912) states that in *P. maximus* the separation of the inner mantle folds permits of an ingoing current in the mid-ventral region and another near the base of the anterior

auricles of the shell. In *Ostrea* the mantle edges are withdrawn in the exhalent chamber to allow the passage of the exhalent current, in *P. maximus* this passes out near the base of the posterior auricles of the shell.

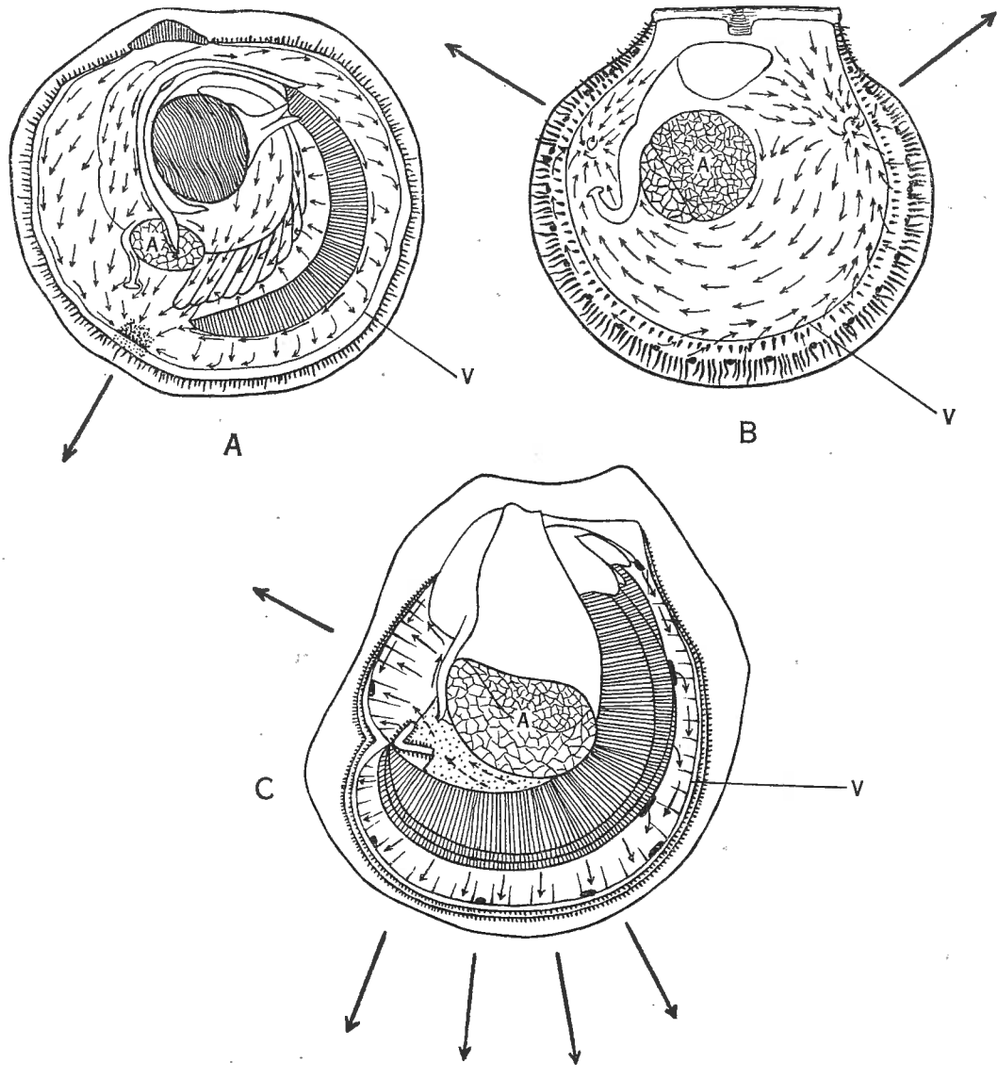
The absence of siphons and the wide area over which food material is drawn into the inhalent cavity exposes lamellibranchs of this type to great danger from the amount of sediment which will accumulate within the mantle cavity should the water be turbid, and which would quickly clog the feeding and respiratory mechanisms were it not promptly removed. In siphonate lamellibranchs where this danger is not so great because they can control and to some measure select the water which enters the mantle cavity, waste material accumulates at the base of the inhalent siphon and is expelled through this from time to time by contractions of the adductor muscles (see Kellogg [1915] and Yonge [1928*a*] for a general review of this subject). In the monomyarian lamellibranchs under consideration special mechanisms have been evolved for overcoming this danger. In the first place the ciliation on the gills, associated with the muscular activity of these, is such that large masses of material are passed directly to the mantle surface and not to the palps. Such mechanisms, varying in details but with the same effect, have been described in Anomiacea (*Monia machrochisma*, Kellogg, 1915) Pectinacea (*Pecten irradians* and *P. tenuicostatus*, Kellogg, 1915) and Ostraeacea (*Ostrea edulis*, Yonge, 1926; *O. edulis*, *O.* (*Gryphea*) *angulata*, *O. virginica*, Nelson, 1936). The waste matter which accumulates on the mantle surface, directly from the inhalent current or after rejection by the gills or palps, is carried away by ciliated tracts on this. In *Monia* (Text-fig. 5, A) Kellogg has shown that waste material accumulates in one large mass in the mid-ventral region and is « thrown out by a sudden contraction of the adductor muscle which closes the valves ». In *P. irradians* (Text-fig. 5, B) and *P. tenuicostatus* it is carried for later expulsion to the base of the auricles on both sides, i. e. to both inhalent and exhalent regions. In *O. edulis* (Yonge, 1926) it is carried to the inner side of the ventral mantle edges (Text-fig. 5, C) where it accumulates and is expelled by frequent contractions of the adductor; in *O. virginica*, where the shell is more elongated, material is carried to the anterior side for expulsion (Kellogg, 1915, Nelson, 1921). It is of great significance that, as indicated by the large arrows in Text-figure 5, only in *Pecten* is material expelled from the *dorsal* regions of the shell, i. e. where expulsion will produce water currents which induce ventrally directed movements in the free animal. Free specimens of *Ostrea* occasionally execute dorsally directed « escape » movements [1] but only in *Pecten* (and other swimmers) is movement in the opposite direction possible — owing to the different regions where waste material collects and is expelled.

The sudden closure of the valves during this cleansing operation forces

---

[1] The swimming movements of *Solenomya* are of the same character.

water against the gills. Ruptures are avoided because, as Ridewood (1903) noted, the upper edges of the ascending lamellae in the filibranchs are almost invariably free. In the Ostraeacea, out of fives species of *Pinna* examined by Ridewood the



TEXT-FIG. 5. — Distribution of ciliary currents concerned with the ejection of excess material from the mantle cavity of **A**, *Monia machrochisma* (KELLOGG, 1915); **B**, *Pecten tenuicostatus* (KELLOGG, 1915); **C**, *Ostrea edulis* (YONGE, 1926). A, adductor; V, velum. Small arrows indicate direction of ciliary currents in the mantle cavity, large arrows the direction in which material accumulated by these currents is expelled by the contraction of the adductor muscles.

lamellae are free in all but *P. nobilis*. In *Ostrea* alone are they always fused. Here the larger size of the exhalent cavity added to the stouter character of the Eulamellibranch gill may account for the fusion.

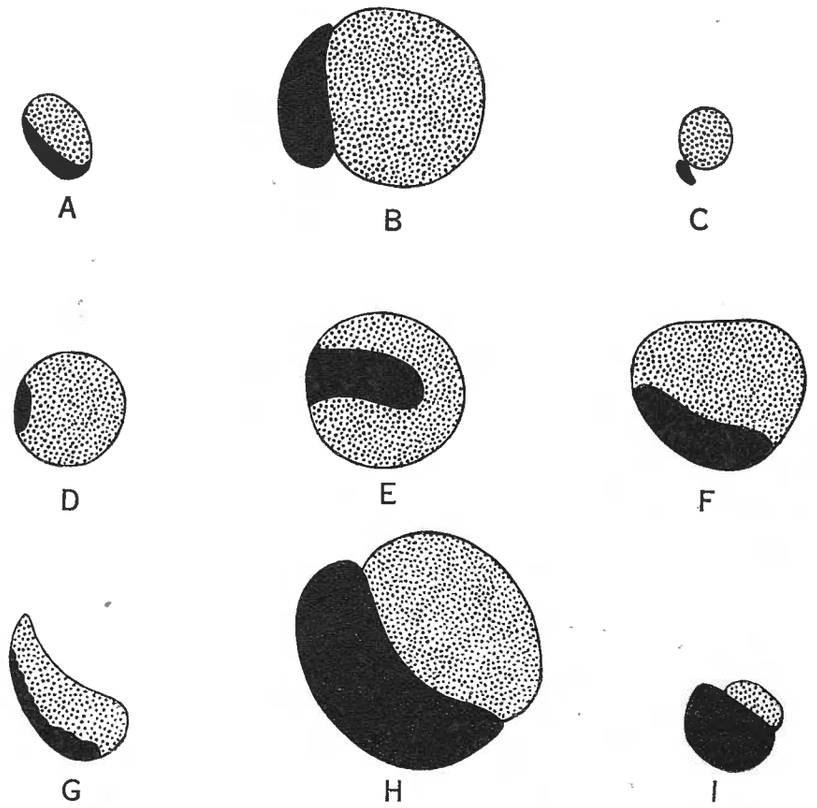
5. — MODIFICATION OF THE ADDUCTOR MUSCLE

The reasons for the disappearance of the anterior adductor muscle have already been considered. There remains for discussion the exceptionally well-marked division of the remaining (posterior) adductor into two regions composed in *Pecten*, where they have been most thoroughly studied, one of smooth and the other of striated fibres. The functions of these have long been known, full references to previous literature being given by Bayliss, Boyland and Ritchie (1930) who have made the most recent and detailed study of the physiology of the adductor muscle in *Pecten*. The smooth or « catch » muscle is responsible for the slow but often long-continued closure of the shell, the striated or « quick » muscle for the rapid movements used in swimming but primarily, as will be shown, for the ejection of waste matter from the mantle cavity.

Probably because species of *Pecten* have almost exclusively been used for the investigation of these muscles, it has too often been assumed that this division of the adductor is largely confined to swimming species and is a modification concerned exclusively with the swimming habit. Thus Dakin (1928*a*) appears to regard the division of the adductor in *Spondylus* as additional evidence that this genus is descended from swimming ancestors (as it may have done, but the presence of a quick muscle is no evidence of this). Actually this division of the adductors is widespread, as shown by Marceau (1909). It is especially well-marked in the great majority of monomyrians, including not only all Pectinacea but also all Anomiacea, all Ostraeacea including the Pinnidae where a small anterior adductor is present. It is also of frequent occurrence in dimyarians, affecting both adductors as in *Anodonta* which has been investigated in great detail by Brück (1914).

The division of the adductors in the dimyarians has been most thoroughly investigated by Marceau (1909). Pelseneer (1911) has made an important generalization on this matter. He states that « La portion striée (à contractions rapides) des adducteurs est de plus en plus développée dans les formes largement ouvertes, et, en général, de plus en plus réduite dans les formes « enfermées »». The significance of this lies in the fact that the more widely open the mantle the greater is the need for frequent closures of the shell for the removal of the large amounts of waste matter which enter. This accounts for the great development of the quick muscle in the monomyarians which have evolved as a result of the processes outlined above and in which the mantle is widely open. In the Tridacnidae, as demonstrated on morphological grounds by Lacaze-Duthiers (1902) and on functional grounds by Yonge (1936), the monomyarian condition has been attained in a different way, namely by a twisting of the mantle and shell round the visceral mass. As a result the mantle remains closed to a large extent. Owing to this, and also to the fact that these animals invariably establish themselves on or in rocks near the surface of coral reefs owing to the

light requirements of zooxanthellae contained in the exposed mantle edges (Yonge, 1936), thereby living in water with little contained sediment, there is little need for frequent expulsions of waste matter. This is probably the reason why the quick muscle in the adductor in this family is so poorly developed. According to Woodward (1898) the adductor in *Mulleria Dalyi* is not divided. This monomyarian Eulamellibranch lives in fresh water and it is probable that, as it is cemented to rocks, it lives in clear water.



TEXT-FIG. 6. — Relative sizes of the catch muscle (shown black) and the quick muscle (stippled) in the adductor of various monomyarians. Magnification varies. **A**, *Lima hians* (PELSENEER, 1911); **B**, *Pecten maximus* (DAKIN, 1909); **C**, *Amussium electrum* (PELSENEER, 1911); **D**, *Monia patelliformis* (original); **E**, *Placuna placenta* (HORNELL, 1909); **F**, *Pteria radiata* (original); **G**, *Pinctada (Margaritifera) vulgaris* (HERDMAN, 1904); **H**, *Spondylus gaederopus* (DAKIN, 1928*a*); **I**, *Plicatula australis* (WATSON, 1930).

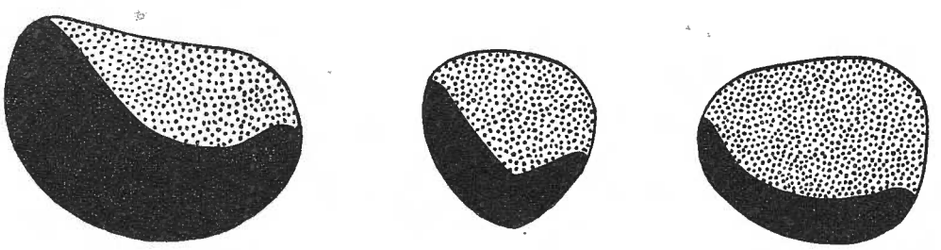
The relative size of the two portions of the adductor varies greatly in different monomyarians as shown in Text-figure 6. The quick muscle is naturally well-developed in all swimmers, progressively so relative to the catch muscle in the series *Lima* (A)-*Pecten* (B)-*Amussium* (C). But examination of a representative series of fixed genera (excluding *Ostrea* considered below) shows

that the quick muscle may be equally well developed in these, although conditions vary, most probably owing to the different habitats of the animals. In the six examples figured, in two only—*Spondylus* (H) and *Plicatula* (I) — is the catch muscle larger than the quick muscle. In *Monia* (D) the quick muscle is as large, in relation to the catch muscle, as in *Amussium*. Jackson (1890) and Marceau have shown that the place of the adductor has in part been taken in *Anomia* by the pedal muscles attached to the calcified byssus; these largely take the place of the catch muscle. But the Anomiidae have a wide vertical range and, owing to their close application to rocks, will be greatly exposed to sediment. It is therefore not unreasonable to correlate the large size of the quick muscle with the need for efficient cleansing. In the allied *Placuna* (E) the quick muscle is also very large. This animal is unattached but lives on muddy bottoms where sediment is very heavy. *Pteria* (F) and *Pinctada* (G) are both of them attached by a byssus but frequently extend to fair depths in muddy areas; they both have well-developed quick muscles. *Spondylus* (H) and *Plicatula* (I) are both cemented to rocks but, certainly in *Spondylus* and possibly in *Plicatula* about the habitat of which no definite statements have been found, nearer to the surface and so in clearer water. Moreover the presence of prominant hinge teeth (the nature of which will be discussed later) in both will render frequent movements of the valves more difficult.

A point of great interest emerges when the adductors of various species of oysters are compared, namely *Ostrea edulis*, *O.* (*Gryphea*) *angulata* and *O. virginica* (Text-fig. 7). The quick muscle is notably larger in *O. angulata* and *O. virginica* than it is in *O. edulis* where it is smaller than the catch muscle, although in the others it is almost double the size of this. These differences are almost certainly correlated with the habitat of these species. Nelson (1936) has shown from a detailed study of the ciliary feeding mechanisms on the gills and palps that *O. angulata* and *O. virginica* are fitted for life in water of much greater turbidity than is *O. edulis*. They will need, therefore, to eject excess material more frequently and this is reflected in the greater development of the quick muscle in these.

Another factor has to be considered in this connection; the greater development of the catch muscle in species, and actually in individuals of a species, which are exposed for long periods on the shore when they need to keep the shell closed. Hopkins (1930) has shown that in *O. virginica* the ratio by weight of quick muscle to catch muscle in the adductors of eighteen animals living near the upper level of growth was 1.26 ± 0.09, whereas in seventeen oysters taken from a level 2 ½ feet lower down where they were submerged for a correspondingly longer period the ratio was 2.51 ± 0.09. But even when allowance is made for this increase in the size of the catch muscle in individuals which live between tide marks, the large *specific* difference between the relative sizes of the two parts of the adductor in *O. edulis* on the one hand and *O. angulata* and *O. virginica* on the other hand, remains as a significant fact.

The supreme importance of the quick muscle in the ejection of waste matter from the mantle cavity — and so in the continued survival of the animals — has been experimentally demonstrated in a very striking manner by Nelson (1921). He made kymograph records of the shell movements of *O. virginica* when the animal was living under natural conditions. He found, as shown in Text-figure 8, that there is a direct correlation between the number of contractions and the degree of sediment in the water. In the course of one hour an oyster made 8 complete or almost complete contractions of the adductor when the turbidity of the water corresponded to a content of about 0.1 grams of dry material per litre (Text-fig. 8, A), but when the turbidity was approximately doubled the same individual made 27 complete and many more smaller contrac-

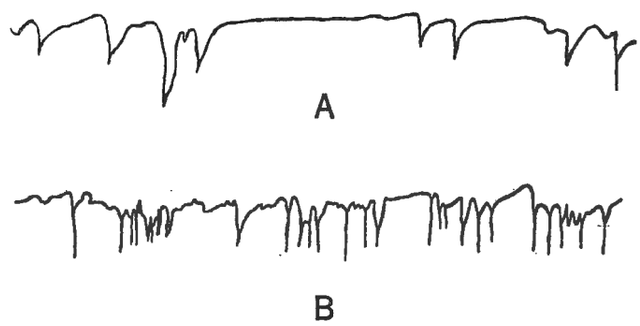


TEXT-FIG. 7. — Relative sizes of the catch muscle (shown black) and the quick muscle (stippled) in the adductor of **A**, *Ostrea edulis;* **B**, *O. (Gryphea) angulata;* **C**, *O. virginica.* (Original.)

tions (Text-fig. 8, B). He has more recently greatly extended these observations and experiments (Nelson, 1936).

The quick muscle of *Pecten, Lima* and *Spondylus* is striated (Marceau) and there are certain records of the nature of the quick muscle in other monomyarians which do not swim. Herdman (1904) speaks of the quick muscle of *Margaritifera* (= *Pinctada*) *vulgaris* as having « an appearance which has been described as striation, but is by no means distinct ». Hornell (1909) states that the fibres of the quick muscle in *Placuna placenta* are finer than those of the catch muscle but he saw no striation. Marceau (1909) found transverse striation in *Anomia.* Dakin (1928*a*) speaks of the quick muscle of *Spondylus gaederopus* as though it had the same microscopic structure as that of *Pecten maximus.* Brück (1914) studied the histological structure of the two parts of the adductors of *Anodonta cellensis* in great detail and showed that the catch muscle is composed of fibres which are larger than those of the quick muscle and contain longitudinal striations, the fibrillae being arranged in concentric rings. The fibres of the quick muscle, on the other hand, he found contain heterogeneous fibrillae in that they possess light-refractile elements. Moreover these fibrillae tend to be accumulated in bundles and to be arranged peripherally in the form of spirals. These run in both directions and the two series cross repeatedly (see also Marceau [1909]).

In the hope of obtaining further evidence on the nature of the striation in the quick muscle of swimmers and other monomyarian species, sections were cut of the adductors of the following : *Monia* (*Anomia*) *patelliformis*, *Pinctada margaritifera*, *Pecten opercularis*, *Spondylus* sp., *Lima hians*, *Ostrea virginica* and *Pinna fragilis*. All sections were stained with Heidenhain's haematoxylin. No essential difference was found in any case between the structure of the catch muscle fibres and that described by Marceau and Brück. With the exceptions of *Monia*, *Pecten*, *Spondylus* and *Lima*, the fibres of the quick muscle, so far as can be determined, have the same spiral striations as the quick muscle of *Anodonta*. They certainly do not exhibit transverse striations. In *Monia* the fibres of the quick muscle have a peculiar appearance owing to the presence of



TEXT-FIG. 8. — Kymograph tracings of mevements of shell valves of *Ostrea virginica* in water of varying turbidity. **A**, in water of turbidity approximating to 0.1 grams dry matter per litre ; **B**, in water approximating to 0.2 grams of dry matter per litre (after NELSON, 1921).

very thick, rounded striations which are arranged somewhat obliquely although there is no evidence of a true spiral formation. In *Lima* the fibres are striated transversely, individual striations being thick and single. In *Pecten* transverse striation is better developed than in *Lima*, delicate staining showing that striations are double. In *Spondylus* transverse striation is clear but less well-marked than in *Pecten* or *Lima*, while the individual striations are much thinner than those of *Monia*. These observations confirm those of Marceau.

These facts, as noted by Anthony (1918), are of interest. It is generally accepted that the difference between smooth and striated muscle is one of degree and not of kind. Smooth muscle appears first in the animal kingdom and is replaced by striated muscle when quick and frequent movements are needed. Thus in the Coelenterata striated muscle is confined to the pulsating bell of Scyphozoa. In the Mollusca, where quick movement is infrequent, striated muscle is correspondingly rare. Pelseneer (1906) states that in Gastropoda it occurs in the buccal mass of certain species, in the heart, in the fins of Pteropods

and Heteropods (swimmers) and in the columnellar muscle of the larvae of certain Nudibranchs, while in the Cephalopoda it appears in the siphon (again in association with swimming). In Lamellibranchia, apart from species here considered, transversely striated muscle has been described in the adductors of *Teredo* (Miller, 1924) and in the septum of *Cuspidaria* (Grobben, 1892; Yonge, 1928*a*) both of them muscles which are called upon to make continuous movements throughout life.

It would appear that the development of striations in muscle is preceeded by a reduction in the thickness of the fibres. Brück states that the spirally striated fibres of *Anodonta* arise from fibres with homogeneous fibrillae. As stated by Anthony the initial development of striation apparently results in the spiral condition. Further demands on the quick contractibility of the muscle — corresponding to the difference between the demands made on the quick muscle in *Pinctada* and *Ostrea* on the one hand and in swimmers such as *Lima* and *Pecten* on the other — lead to the appearance of much more pronounced striations (1) which become transverse instead of spiral. Moreover this striation is better developed in *Pecten* than in *Lima* corresponding to the greater powers of swimming possessed by the former. The condition in *Monia*, however, reveals that the appearance of transverse striation is not necessarily an exclusive characteristic of swimming species. The great size of the quick muscle in *Monia* has been discussed above and correlated with the great danger from sediment to which species of this genus are exposed. It is for this reason, it may not unreasonably be assumed, that the muscle fibres have developed horizontal striations although of a more primitive character than those of *Lima* which in turn are less well-developed than those of *Pecten*.

In functional association with the greater development of the quick muscle are the reduction or absence of hinge teeth (except in *Spondylus* and *Plicatula*). The presence of the internal ligament characteristic of all of these Filibranchia and of all Ostraeacea provides a mechanically more efficient and quicker opening mechanism than would an external ligament.

The swimming species differ from their fixed relatives in the greater length of the adductor and also in the oblique arrangement of the quick muscle as shown in *Amussium* by Pelseneer (1911). This permits of a wider gape and so of the entrance of a greater volume of water with correspondingly greater movement when it is expelled. The adductor in swimming species is also arranged more centrally than in allied fixed genera, that of *Plicatula* being notably excentric (Watson, 1930). Moreover the elastic ligament of the shell is condensed into a massive pad which causes the shell valves to spring widely open as soon as the adductor relaxes. This is very notable in the Pectinidae and in *Amussium* where the ligament is triangular in cross section. In *Lima* it is cresent-shaped.

(1) These persist in a less pronounced form in *Spondylus*.

CONTRIBUTION A L'ETUDE HISTOLOGIQUE DES EPONGES D'EAU DOUCE : *SPONGILLA LACUSTRIS* L., *EPHYDATIA FLUVIATILIS* L.

PAR

Henriette MEEWIS (Bruxelles).

INTRODUCTION

Il existe dans une éponge de nombreux éléments cellulaires qui selon les auteurs ont reçu des noms très divers. Pour étudier systématiquement ces différentes cellules, il importe de les classer, et l'ordre qui semble le plus logique à adopter est celui des feuillets : ectoderme, entoderme et mésoderme. Mais cette classification présente de nombreuses difficultés : en effet, comme le fait remarquer FAURE-FREMIET (7), les tissus de l'éponge sont peu nombreux et leur limite est arbitraire. TOPSENT (25, 26) distribue les cellules en quatre groupes : 1° les cellules contractiles qui constituent l'ectoderme; 2° les cellules vibratiles formant l'entoderme; 3° les cellules conjonctives et 4° les cellules digestives pigmentées, ces deux dernières catégories constituant le mésenchyme. Selon DELAGE (4) et FAURE-FREMIET, la structure des éponges se réduit à trois couches correspondant aux parois : l'épiderme externe, l'épithélium atrial interne et le mésenchyme intermédiaire.

MAAS ne considère que deux feuillets ; l'ectoderme et l'entoderme.

Nous adopterons le plan établi dans notre note préliminaire (17) et nous classerons les éléments cellulaires suivant l'aspect de leur noyau en cellules nucléolées et cellules anucléolées, c'est-à-dire que nous envisagerons, de par leur structure et leur origine, deux groupes de cellules : le groupe *Amœbocytes* et le groupe *Collencytes*, *Pinacocytes* et *Choanocytes*.

Il est entendu que cette classification convient uniquement à l'étude descriptive que nous nous proposons de faire et qu'il n'existe pas de limites nettes et définitives entre ces deux groupes de cellules.

BUT DU TRAVAIL

Nous nous proposons, dans ce travail, d'étudier systématiquement et de classer toutes les cellules de *Spongilla lacustris* L. et d'*Ephydatia fluviatilis* L.

PLAN

A. — Cellules nucléolées . . . . .
- *a*) Archæocytes. Tokocytes.
- *b*) Amœbocytes
  - Cellules sphéruleuses.
  - Chromatocytes.
  - Trophocytes.
- *c*) Scléroblastes.
- *d*) Spongoblastes.

B. — Cellules anucléolées ou pourvues d'un petit nucléole.
- *a*) Pinacocytes. Collencytes.
- *b*) Choanocytes.
- *c*) Cellules fuchsinophiles et éosinophiles.
- *d*) Cellules granuleuses.
- *e*) Cellules vacuolaires.

MATERIEL ET TECHNIQUE

Nous avons étudié deux éponges d'eau douce : *Spongilla lacustris* L. et *Ephydatia fluviatilis* L.

Afin de considérer toutes les espèces cellulaires que l'on peut trouver dans ces éponges, nous avons prélevé des fragments à différents moments de l'année, envisageant ainsi les phases de reproductions sexuée et asexuée. En ce qui concerne Spongilla nous avons examiné, d'une part, le jeune leucon issu de la gemmule; d'autre part, les tissus adultes au moment de la reproduction sexuée et pendant la gemmulation.

Les Ephydatia ont été prélevées jeunes, alors qu'elles se présentent sous la forme de lames minces issues de larves et plus tard lorsque ces plaques s'épaississent fortement.

Les gemmules de *Spongilla lacustris* ont été cultivées en thermostat à 23°, suivant la méthode décrite par Brien (1); le thermostat est maintenu dans une demi-obscurité à l'aide d'un écran. Les lames sur lesquelles nous avons disposé les gemmules ont été préalablement recouvertes de cellophane ou d'une mince couche d'agar. Le bourgeonnement sur ces substances est tout à fait normal.

Cette technique nous a permis de fixer et d'enrober les jeunes éponges, soit à la celloïdine suivant la méthode de Cerfontaines, soit à l'agar, d'après Chatton, sans avoir à les détacher du support et risquer ainsi de les déchirer.

Nous verrons que certains éléments cellulaires sont très semblables et qu'il faut, pour les reconnaître, envisager la structure fine du noyau ou la nature des inclusions cytoplasmiques. Pour mettre tous les détails en évidence, nous avons utilisé des fixations et des colorations variées. Nous avons employé comme liquide fixateur le mélange de BOUIN, le sublimé acétique, le Zenker, le Bouin-Allen. Parmi les diverses méthodes de coloration, celles qui nous ont donné les meilleurs résultats sont : l'Hématoxyline-éosine, le Bleu de Méthyle-éosine, suivant la méthode de MANN, et surtout la triple coloration de MALLORY : fuchsine acide-bleu de méthyle-orange G. La structure fine du noyau a été mise en évidence par la technique de FEULGEN. Enfin, comme nous l'exposerons dans un prochain travail, la méthode de BAUER mise au point récemment par PASTEELS et LÉONARD (21) nous a permis de déceler le glycogène.

NOTIONS PRELIMINAIRES

PREMIERS STADES DE DEVELOPPEMENT DE LA GEMMULE

En ce qui concerne l'éclosion des gemmules et l'aspect des jeunes éponges, nos observations confirment celles de BRIEN. Après deux ou trois jours de bourgeonnement, la coque de la gemmule est vide et les tissus renferment déjà la plupart des éléments cellulaires constitutifs de l'éponge adulte.

Nous ne décrirons ici que les *Archæocytes* : ils sont tous mononucléés, les stades bi- et plurinucléés décrits par WELTNER (30), ZYKOFF (36) et BRIEN étant antérieurs à cette période de développement. Ce sont de grandes cellules de 20 à 30 μ; le noyau, arrondi, mesure 6 μ de diamètre; il renferme un gros nucléole de 2 à 3 μ et les granulations chromatiniennes sont disposées en réseau.

Le cytoplasme renferme de nombreuses inclusions que l'on peut classer en trois groupes : elles ont pu être décelées en combinant les techniques de MALLORY, de MANN et de FEULGEN. Les plus abondantes ont une forme lenticulaire et sont fuchsinophiles; d'autres, plus ou moins arrondies, se colorent par l'orange G; enfin, par la méthode de FEULGEN, suivie d'une coloration au vert lumière, on distingue en outre des inclusions noirâtres en forme d'arc ou de cercle. Ces trois espèces d'inclusions correspondent aux stades de digestion des réserves. En effet, dans les *Archæocytes* à peine sortis de la gemmule et par conséquent les plus bourrés de grains de réserve, ceux-ci sont presque tous de forme lenticulaire identique et se colorent fortement par la fuchsine acide. Puis ils suivent deux évolutions : 1° les uns tendent à perdre leur forme allongée et à s'arrondir, la fuchsinophilie disparaît aux dépens de l'orange G. Ces inclusions sont destinées à nourrir l'Archæocyte même, elles sont plus nombreuses dans les individus plus âgés et se colorent par l'éosine si l'on applique la technique de MANN; 2° les autres se fragmentent en granulations fuchsinophiles de plus en

plus petites, primitivement lenticulaires; elles s'arrondissent plus tard ou prennent une forme irrégulière. Ce sont ces dernières que nous retrouvons dans les éléments dérivés des Archæocytes, tels les *Choanocytes* et les *Pinacocytes*. Elles se colorent en bleu par la technique de MANN.

Enfin les inclusions réfringentes de la troisième catégorie dérivent de l'enveloppe enrobant les grains de réserve de l'Archæocyte primitif; elles sont rejetées dans le cytoplasme lorsque le grain en digestion éclate et s'arrondit en vacuole alimentaire.

La figure 1 représente un *Archæocyte* d'une jeune Spongilla âgée de deux jours : les inclusions sont abondantes et répondent aux trois aspects décrits. Les Archæocytes de la gemmule non germée sont bourrés d'inclusions lenticulaires fuchsinophiles semblables à celles que nous avons représentées en noir.

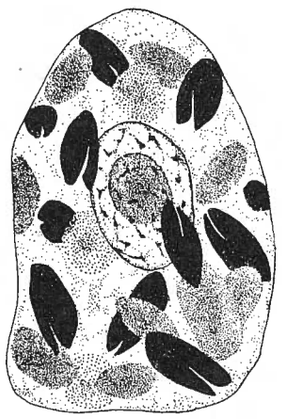


FIG. 1.

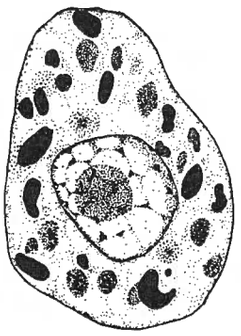


FIG. 2.

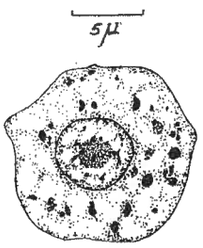


FIG. 3.

FIG. 1. — Archæocyte de *Spongilla lacustris* âgée de deux jours : le nucléole est très volumineux et les inclusions se présentent sous les trois aspects de la digestion.

FIG. 2. — Archæocyte de *Spongilla lacustris* âgée de 5 jours : les inclusions sont de forme et de colorabilité variables.

FIG. 3. — Archæocyte d'*Ephydatia fluviatilis* adulte : les inclusions irrégulières sont peu nombreuses.

Ces Archæocytes se divisent par mitose. La coloration de MANN permet de déceler l'entrée en activité du noyau : en effet, la chromatine au repos se présente sous forme de granulations bleues entourant un nucléole rouge. Lorsque le noyau va se diviser, la chromatine se colore en violet et le nucléole s'étire en biscuit; puis apparaissent les stades de la division mitotique; les chromosomes se présentent sous forme de bâtonnets très distincts par la méthode de FEULGEN, mais cependant difficilement dénombrables. Dans son étude concernant les produits génitaux de *Spongilla lacustris*, FIEDLER (9) observe une division intermédiaire entre la mitose et la division directe. WIERZEJSKI (30-31) et WELTNER ont également observé des processus d'amitose. Nous n'avons pas vu de phénomène

semblable; cependant, nous remarquons avec FIEDLER, que dans certains cas la membrane cellulaire semble persister pendant la division.

Par divisions successives, les Archæocytes deviennent plus petits, leurs inclusions se réduisent en nombre et en volume. Le noyau peut présenter deux évolutions distinctes :

1° Il ne se réduit pas fortement et conserve son nucléole;

2° Il devient de plus en plus petit et perd son nucléole.

ETUDE COMPARATIVE DES ELEMENTS CELLULAIRES DE « SPONGILLA LACUSTRIS » ET D'« EPHYDATIA FLUVIATILIS »

A. — CELLULES NUCLEOLEES

a) Archæocytes.

Les *Archæocytes* de la jeune Spongilla sont très semblables aux cellules que nous avons décrites plus haut. Ils sont ovoïdes, leur noyau est nucléolé et leur cytoplasme renferme de nombreuses inclusions. Ils diffèrent essentiellement de l'*Archæocyte initial* par le rapport nucléoplasmique : en effet, la taille des cellules est réduite (10 à 15 μ), tandis que le noyau conserve sensiblement le même volume; cependant, le nucléole est plus petit. Afin de nous rendre compte des rapports existant respectivement entre le noyau et la cellule, d'une part, et entre le noyau et le nucléole, d'autre part, nous avons mesuré à l'aide du planimètre des cellules de taille moyenne et nous avons consigné les résultats dans le tableau suivant : les chiffres représentent des valeurs relatives moyennes.

NATURE DE LA CELLULE	CELLULE	NOYAU	NUCLÉOLE	$\frac{\text{NOYAU}}{\text{CELLULE}}$	$\frac{\text{NUCLÉOLE}}{\text{NOYAU}}$
Archæocyte primitif.	38,7	5,4	1,7	0,14	0,31
Archæocyte : leucon âgé de 5 jours.	23,8	5	1	0,21	0,20
Archæocyte : éponge adulte.	11,4	1,9	0,30	0,16	0,16

Comme on peut le constater, le rapport nucléoplasmique de l'Archæocyte du leucon, duquel dérivent toutes les autres cellules de la jeune éponge, est très petit. Quant au nucléole, il est spécialement volumineux dans l'Archæocyte primitif.

Les inclusions de l'Archæocyte sont de taille fort inégale et de forme

variable; les plus grosses ont encore l'aspect lenticulaire, les plus petites sont irrégulières ou sphériques; elles présentent tous les degrés de colorabilité de la fuchsine acide à l'orange G.

La figure 2 montre un *Archæocyte* d'un leucon de Spongilla âgé de cinq jours. Les trois espèces d'inclusions sont toujours visibles, mais leur taille est fortement réduite.

Les Archæocytes de Spongilla et d'Ephydatia adultes sont identiques à ceux du jeune leucon, mais habituellement les inclusions sont moins nombreuses (fig. 3). Ce sont des cellules embryonnaires comparables aux néoblastes des Oligochètes (MEEWIS, 15) et auxquelles il faut rattacher les éléments germinaux ou *Tokocytes* de MINCHIN.

Tokocytes.

Ces cellules reproductrices sont en effet des Archæocytes volumineux mesurant 30 μ environ. Ils ont une forme plus régulière, sphérique, légèrement aplatie à un pôle. Le noyau excentrique est situé dans la région moins convexe; les mailles du réseau chromatinien sont larges, ce qui donne au noyau un aspect clair; le nucléole sphérique conserve le rapport qu'il présentait avec le noyau dans l'Archæocyte. Le cytoplasme pur s'est condensé en une plage autour du noyau : cette zone constitue un centre duquel partent des radiations que l'on distingue jusqu'à la membrane cellulaire. Les inclusions sont dispersées irrégulièrement dans les mailles cytoplasmiques, ces granulations sont tout à fait comparables à celles des Archæocytes.

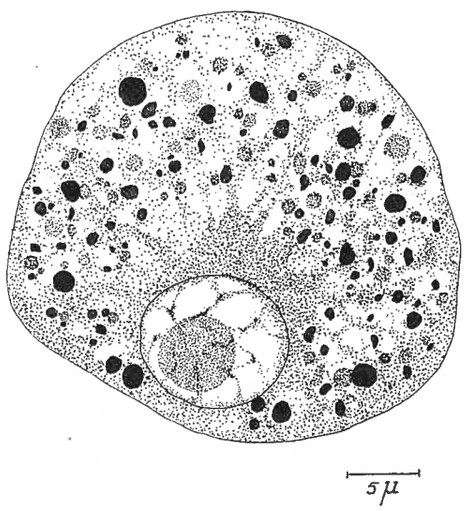


FIG. 4. — Tokocyte d'*Ephydatia fluviatilis*; le noyau est entouré d'une zone de cytoplasme dense; en noir les inclusions fuchsinophiles.

La figure 4 représente un *Tokocyte* : on y distingue l'aspect typique du cytoplasme et des inclusions.

La *Cellule-œuf*, beaucoup plus grosse, conserve la même forme que le *Tokocyte*. Le noyau, toujours excentrique, renferme un réseau chromatinien à mailles très larges et le nucléole est relativement plus petit. Les inclusions deutoplasmiques, uniformément fuchsinophiles comme celles des Archæocytes de la gemmule, deviennent sphériques et volumineuses; autour du noyau et près de la membrane cellulaire on observe une zone de petites granulations (fig. 5*e*).

Nous décrirons dans un prochain travail les phénomènes accompagnant la formation de l'œuf à partir de l'Archæocyte. Quelques stades sont représentés dans la figure 5 : le dessin *a* représente un *Archæocyte* typique; *c*, est un *Toko-*

cyte et *e* un *Œuf*; *b* et *d* sont des stades intermédiaires. Comme le montrent ces dessins, les faits peuvent se résumer de la manière suivante : la taille s'accroît, la forme s'arrondit, tout en conservant un pôle plus aplati, le noyau se place excentriquement, la chromatine s'étire en larges mailles, le nucléole se réduit. Le cytoplasme pur se condense autour du noyau et forme des travées

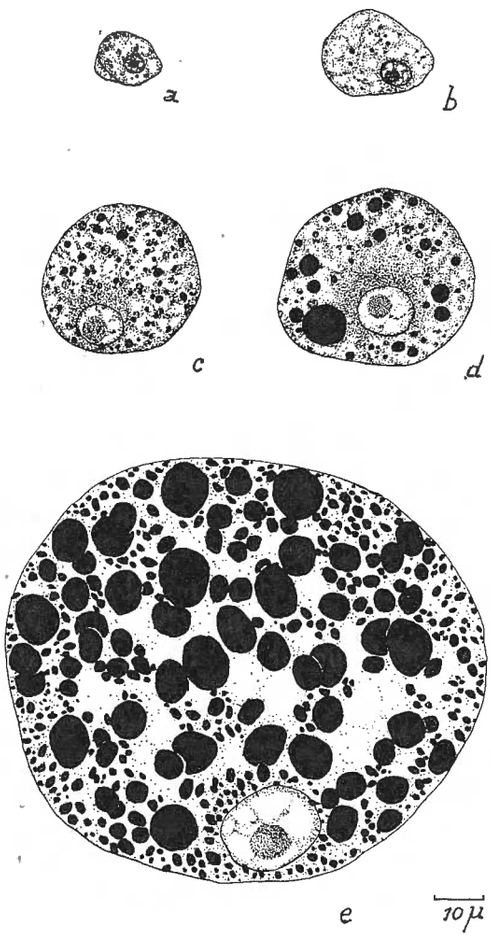


FIG. 5.

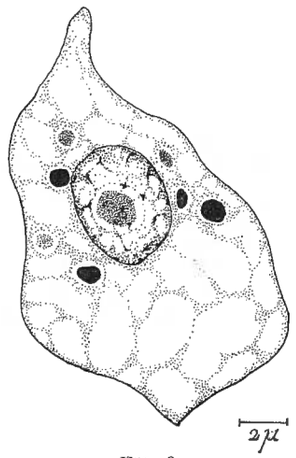


FIG. 6.

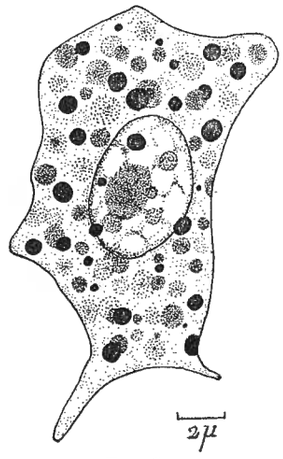


FIG. 7.

FIG. 5. — Histogénèse de l'œuf d'*Ephydatia fluviatilis* : *a*) Archæocyte; *b*) Archæocyte de grande taille; *c*) Tokocyte; *d*) Tokocyte dans lequel s'accumulent les inclusions fuchsinophiles volumineuses; *e*) Œuf jeune.

FIG. 6. — Amœbocyte de *Spongilla lacustris* : le cytoplasme, très vacuolisé, renferme peu d'inclusions.

FIG. 7. — Cellule sphéruleuse de *Spongilla lacustris* : la cellule est bourrée d'inclusions sphéroïdales de taille et de colorabilité différentes.

radiaires. Les inclusions s'accumulent irrégulières et de colorabilité variable dans le Tokocyte (fig. 5*c*), grossissent, s'arrondissent et deviennent uniformément fuchsinophiles dans l'Œuf (fig. 5*e*).

b) Amœbocytes et cellules sphéruleuses.

Les *Amœbocytes* dérivent directement des Archæocytes, dont ils ont le noyau pourvu d'un gros nucléole. Il y a deux espèces d'Amœbocytes : les uns à cytoplasme clair, vacuolaire; les autres bourrés d'inclusions. Les premiers sont les *Amœbocytes proprement dits*; les seconds, les *Cellules sphéruleuses*.

Les *Amœbocytes proprement dits* sont, d'après MINCHIN et TUZET (27), des Archæocytes plus mobiles ayant l'apparence lobuleuse. Ils auraient un rôle phagocytaire (MULLER, 20-21) — MINCHIN les appelle d'ailleurs *Phagocytes* — et serviraient à la nutrition, soit de l'éponge (*Nutritive wanderzelle* de KELLER, 11), soit des Tokocytes (*Nährzelle* de WELTNER et FIEDLER). Ce rôle nutritif est confirmé par la présence au sein du cytoplasme d'inclusions présentant tous les types entre la basophilie et l'éosinophilie (GALTSOFF, 9; FAURE-FREMIET, WILSON et PENNEY, 34). Enfin, certaines de ces cellules renferment du pigment ou des zoochlorelles; dans ce cas WELTNER les appelle *Chromatocytes*.

Les *Cellules sphéruleuses* dérivent directement des *Amœbocytes* par accumulation des inclusions; des types intermédiaires ont été décrits par FAURE-FREMIET, WILSON et PENNEY. D'après COTTE (3), elles auraient un rôle de sécrétion. Selon TOPSENT, les caractères physiques des éponges dépendent de la nature de ces cellules : suivant les cas, elles jouent le rôle : 1° de glandes à mucus; 2° de réservoir nutritif; 3° d'éléments conjonctifs. Ces différentes fonctions peuvent être remplies simultanément. En tant que réservoir nutritif, elles ont été appelées *Trophocytes* par TOPSENT et *Thésocytes* par SOLLAS (24). Les réserves des Trophocytes se présentent sous forme de granulations sphériques de taille sensiblement égale (WELTNER) renfermant chez Spongilla des substances amyloïdes qui dérivent du métabolisme de la chlorophylle (SOLLAS, LOISEL, 14).

Chez les *Ascons*, ces cellules peuvent se creuser d'une cavité et constituer les *Porocytes* (MINCHIN, DELAGE, 4; TOPSENT).

Dans la jeune éponge, nous avons observé très peu d'*Amœbocytes proprement dits*. Ce sont des cellules de même taille que les Archæocytes décrits plus haut, mais qui s'en distinguent par la forme plus amiboïde. Le cytoplasme clair et vacuolaire renferme peu d'inclusions. Le noyau a le même aspect que celui des Archæocytes, mais il est plus petit et renferme un nucléole moins volumineux. Dans le parenchyme de Spongilla et d'Ephydatia adultes, les Amœbocytes proprement dits sont nombreux. La figure 6 montre une de ces cellules amiboïdes chez Spongilla. Le cytoplasme clair, fortement vacuolisé, renferme peu d'inclusions. La chromatine est répartie en petits blocs irréguliers disposés en réseau; on observe de plus une zone chromatique près de la membrane nucléaire.

Des cellules identiques apparaissent bourrées d'inclusions sphéroïdales de grosseur et de nature variables : ce sont les *Cellules sphéruleuses* (fig. 7). Elles sont très abondantes dans les éponges en période de croissance prélevées au

printemps; d'autre part, elles n'existent pas dans le jeune leucon; il est donc fort probable qu'elles constituent des réservoirs nutritifs.

Il existe tous les stades intermédiaires entre l'Amœbocyte proprement dit et la Cellule sphéruleuse; au fur et à mesure de l'accumulation des inclusions,

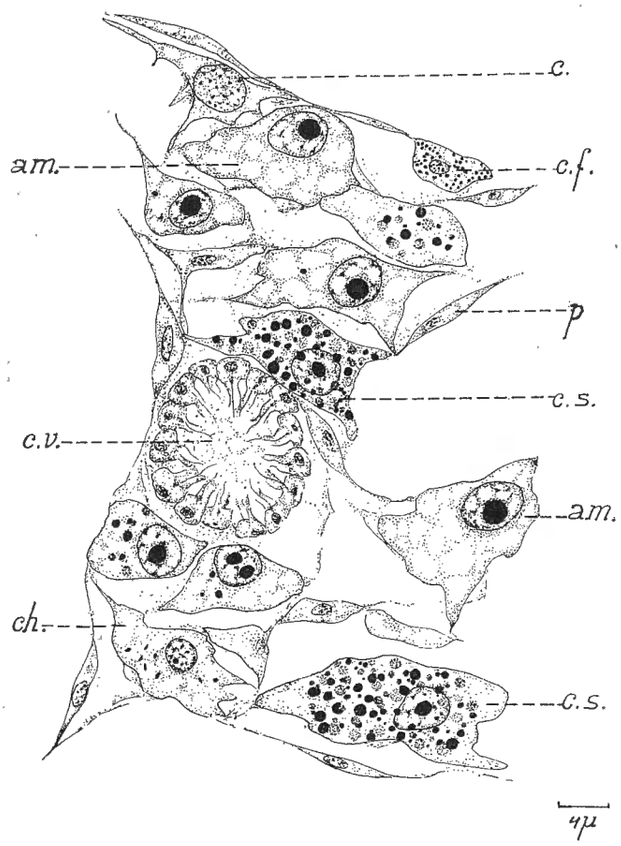


FIG. 8.

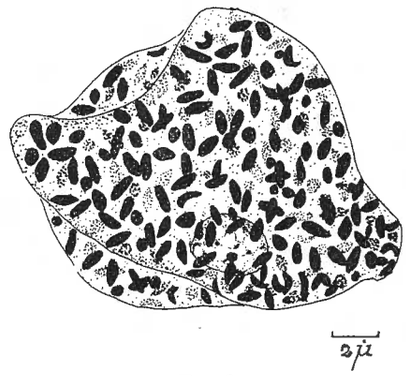


FIG. 9.

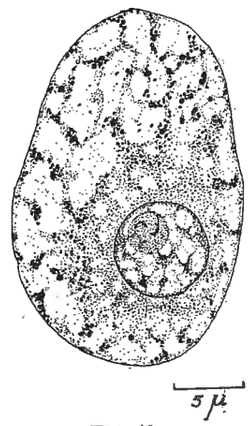


FIG. 10.

FIG. 8. — Coupe à travers le parenchyme de *Spongilla lacustris*. — *Am* = Amœbocyte ; *c* = Collencyte ; *c. f.* = Cellule fuchsinophile ; *c. s.* = Cellule sphéruleuse ; *c. v.* = Corbeille vibratile ; *ch* := Chromatocyte ; *p* = Pinacocyte.

FIG. 9. — Chromatocyte de *Spongilla lacustris* : cellule amiboïde bourrée de Zoochlorelles.

FIG. 10. — Trophocyte d'*Ephydatia fluviatilis* : le noyau est entouré d'une zone de cytoplasme dense et la cellule renferme de nombreuses petites inclusions fuchsinophiles disposées en réseau.

c'est-à-dire de la spécialisation de la cellule dans le sens trophocytaire, le nucléole se réduit.

Comme nous l'avons vu, un phénomène identique se retrouve dans la formation de l'œuf à partir de l'Archæocyte. La figure 8 représente une coupe à travers le parenchyme de *Spongilla lacustris;* on y distingue des *Amœbocytes* (am) et des *Cellules sphéruleuses* (c. s.). Les autres éléments seront

décrits dans les chapitres suivants. Outre les Amœbocytes proprement dits et les cellules sphéruleuses, il existe d'autres éléments amiboïdes que nous croyons devoir classer ici, bien que le noyau et le nucléole soient plus petits. Comme on le sait, Spongilla renferme des zoochlorelles; le mécanisme de l'infection a été décrit par Castro Rodriguez (2).

Dans des coupes à travers l'extrémité d'un rameau fortement colorée en vert par ces symbiontes, nous avons observé l'existence de grandes cellules amiboïdes. Elles sont bourrées de zoochlorelles, petits corps ovoïdes de 1 μ environ et se colorant uniformément en bleu par la technique de Mallory. Ces cellules sont aplaties, elles mesurent 20 μ environ, mais se distinguent aisément des Amœbocytes proprement dits par l'aspect du noyau. Celui-ci est plus petit, habituellement arrondi; les blocs chromatiniens, assez volumineux, lui donnent un aspect ponctué très caractéristique; le nucléole y apparaît comme une granulation plus grosse. Ces cellules correspondent aux *Chromatocytes* de Weltner; nous leur conserverons donc ce nom. La figure 9 montre un Chromatocyte de *Spongilla lacustris* bourré de zoochlorelles. On voit également dans la coupe du parenchyme (fig. 8) un Chromatocyte renfermant quelques symbiontes (ch). Dans les Ephydatia, il n'existe pas de chromatocytes.

Pour terminer la description des cellules du groupe des Amœbocytes il nous reste à décrire un Amœbocyte spécial présent dans Spongilla et Ephydatia en reproduction sexuée et asexuée : c'est la cellule nutritive de l'œuf et de la gemmule. Elle se présente comme un grand Amœbocyte mesurant 20 à 25 μ. Le noyau sphérique renferme un nucléole excentrique et le réseau chromatinien est très serré. Quant au cytoplasme, il est condensé autour du noyau comme dans le Tokocyte. Les inclusions fuchsinophiles sont peu volumineuses; leur répartition assez régulière donne au cytoplasme un aspect uniformément ponctué très caractéristique de cette espèce cellulaire.

Ces *Trophocytes* (Evans) ou *Nährzelle* (Weltner, Fiedler) sont, par tous leurs caractères, des cellules sœurs des Œufs. La figure 10 montre un de ces éléments dessiné au même grossissement que le Tokocyte (fig. 4).

c) Scléroblastes.

Les spicules sont intracellulaires; ils sont sécrétés par des *Scléroblastes* (Faure-Fremiet, Tuzet, Schulze, 23; Brien) ou *Silicoblastes* (Minchin, Weltner). D'après certains auteurs, les spicules apparaissent très tôt; ils existeraient déjà dans la gemmule non germée (Weltner, Wierzejski). Brien a décrit leur formation à partir de cellules dérivées d'Archæocytes. Chez l'adulte, le Scléroblaste s'étale sur le spicule, le protoplasme est finement granuleux et le noyau, ovoïde, renferme de la chromatine en réseau et un nucléole (Faure-Fremiet, Tuzet). Minchin fait une distinction entre l'origine des microsclères et celle des macrosclères. Les premiers sont sécrétés par les Pinacocytes à noyau granuleux; les seconds sont formés à l'intérieur de grandes cellules du parenchyme à noyau vésiculeux et nucléolé.

D'après nos observations, les *Scléroblastes* de la jeune éponge se présentent comme Brien les a décrits. Dans Spongilla adulte, les cellules squelettogènes s'étendent le long des spicules, le noyau est nucléolé et le cytoplasme clair et granuleux renferme peu d'inclusions. Le spicule est fusiforme, élargi vers le milieu; c'est autour de cette région que se concentre le corps de la cellule renfermant le noyau nucléolé; latéralement, le cytoplasme s'étale en une couche mince jusqu'à l'extrémité du spicule (fig. 11). Chez Ephydatia, l'aspect du scléroblaste est identique, mais le spicule a les parois hérissées de petites pointes.

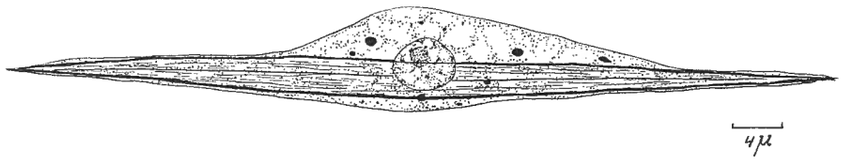


Fig. 11. — Scléroblaste de *Spongilla lacustris :* la cellule s'étale jusqu'aux extrémités du spicule.

d) Spongoblastes.

Loisel a étudié la sécrétion de la spongine dans les Éponges. Elle prend naissance dans les cellules sphéruleuses sous forme de bâtonnets apparaissant près du noyau, puis repoussant celui-ci à la périphérie; les spongoblastes s'alignent, les bâtonnets constituent une fibre continue et les cellules disparaissent ou constituent, d'après Minchin, les éléments étoilés de la couche squelettogène. Nos techniques ne nous ont pas permis de voir des processus semblables chez Spongilla ou Ephydatia.

B. — CELLULES ANUCLEOLEES OU POURVUES D'UN PETIT NUCLEOLE

a) Pinacocytes et Collencytes.

Les *Pinacocytes* constituent la couche dermale externe et le revêtement des canaux. Del Rio Hortega et Ferrer (5) ont classé ces cellules en deux groupes : les *Exopinacocytes* et les *Endopinacocytes*. D'après Tuzet, chez *Reniera,* les Exopinacocytes sont des cellules aplaties présentant des prolongements vers l'intérieur de l'Éponge; le noyau est ovoïde, dépourvu de nucléole et renferme de la chromatine dispersée en blocs irréguliers. L'aspect de ce noyau varie d'une espèce à l'autre : chez les *Tétractinelles* (Sollas) il est grand et sphérique ou légèrement aplati; chez *Ficulina* (Faure-Fremiet) il est petit et entouré d'une zone de protoplasme granuleux. Les Endopinacocytes de *Reniera* seraient nettement distincts des Exopinacocytes par la taille plus réduite, la forme plus allongée, sans prolongements, et la présence d'un nucléole.

Faure-Fremiet les appelle *Cellules mésothéliales* : ce sont des éléments plats, à contours foliacés; le cytoplasme, clair, présente quelques granulations distribuées autour du noyau. Celui-ci, anucléolé, renferme de la chromatine dispersée en petits blocs.

Les Pinacocytes peuvent se différencier en *Myocytes* (Sollas) correspondant aux « *Contractile fibre cells* » de Schulze : ce sont des éléments fusiformes situés sous l'épithélium externe et formant des couronnes autour des pores inhalants et exhalants.

Certaines de ces cellules épidermiques ou Pinacocytes se percent d'un pore qui deviendra l'ouverture épidermique ou ostia (Brien).

Dans la jeune Spongilla issue de la gemmule, les Pinacocytes sont des cellules fusiformes mais non encore complètement aplaties. Le noyau est discoïdal et l'on peut y distinguer un petit nucléole parmi les blocs chromatiniens; le cytoplasme contient des inclusions plus ou moins abondantes semblables à celles des petits Archæocytes.

Dans Spongilla et Ephydatia adultes, les Pinacocytes sont très aplatis; ils tapissent des canaux beaucoup plus grands.

La figure 12 représente un Pinacocyte du jeune leucon et dans la figure 8 on peut voir des Pinacocytes de Spongilla adulte (*p*).

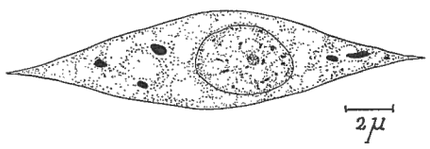


Fig. 12. — Pinacocyte d'une jeune *Spongilla* âgée de cinq jours : le noyau montre un petit nucléole et le cytoplasme renferme quelques inclusions.

Le nom de *Collencyte* fut donné par Sollas aux cellules conjonctives à noyau sphérique ou ovoïde dépourvu de nucléole. Comme le fait remarquer Faure-Fremiet, leur aspect est très semblable à celui des Pinacocytes. Nous ne serions pas en présence de deux espèces cellulaires différentes, mais de deux formes d'une même cellule : les Collencytes sont les Pinacocytes internes. Ce sont des cellules étoilées ou allongées à cytoplasme clair, ne renfermant pas d'inclusions (Galtsoff); d'après Tuzet, elles contiennent des granulations très petites et de calibre régulier. Les prolongements cytoplasmiques filamenteux s'insinuent dans tout le parenchyme de l'éponge; ils peuvent même s'anastomoser. Le noyau est sphérique ou ovoïde, sans nucléole (Sollas), ou avec un nucléole non constant (Tuzet); il renferme des blocs de chromatine de tailles différentes. Dérivés des Collencytes, Sollas distingue : 1° des *Desmacytes* bipolaires qui réunissent les spicules et donnent l'aspect fibreux au cortex; 2° des *Cystencytes* étoilés prenant une structure vésiculaire.

Chez la jeune Spongilla, les *Collencytes* sont des cellules étoilées et réunies entre elles par leurs prolongements. Le cytoplasme vacuolaire entoure le noyau et s'étale en pseudopodes très fins, les inclusions sont rares. Le noyau ovoïde est particulièrement grand, sensiblement de même taille que celui des Archæocytes, mais son aspect est différent. La chromatine est dispersée en granules fins et réguliers; il renferme un petit nucléole mis en évidence par la technique de Mallory. Dans la figure 13, représentant un Collencyte de jeune leucon, on remarque l'aspect ponctué du noyau, et dans le cytoplasme s'étirant en pseudopodes fins, se distinguent quelques inclusions. Dans la Spongilla adulte, les Collencytes ont le même aspect; la zone cytoplasmique entourant le

noyau semble encore plus réduite (fig. 8c). Chez Ephydatia le noyau a le même aspect, mais il est relativement plus petit.

b) Choanocytes.

Ces cellules à collerettes ont été décrites maintes fois, de même que les corbeilles vibratiles qu'elles constituent. Notons toutefois que l'emplacement du noyau dans la cellule est différent suivant les espèces d'éponges : il est apical chez *Halichondria* et basal chez *Spongilla* (MINCHIN) et chez *Reniera* (TUZET). Le noyau ne possède pas de nucléole; la chromatine est réticulée (MINCHIN) et forme une couronne superficielle (TUZET). Le cytoplasme est clair, il ne renferme presque pas d'inclusions. A la base du fouet existe un appareil parabasal (DUBOSQ et TUZET, 6). HIRSCHLER a trouvé cet appareil chez les *Spongilles*; il correspond au corps apical de VOLKONSKY (28) et à l'appareil parabasal décrit par DE SAEDELEER (22) chez les *Choanoflagellates*. FAURE-

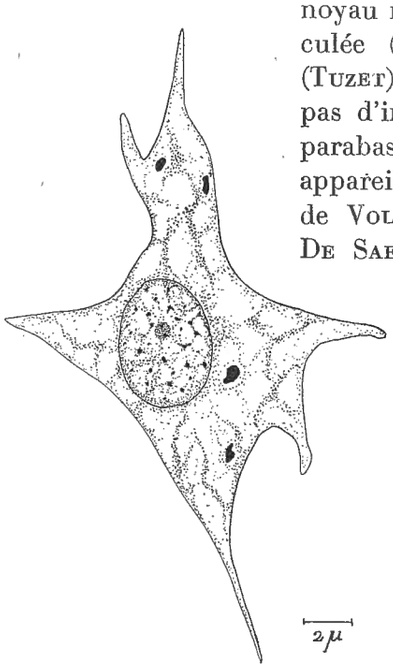


FIG. 13.

FIG. 14.

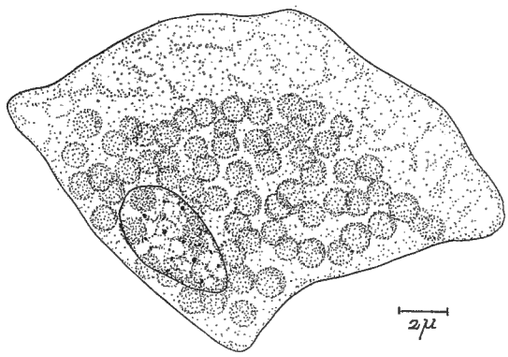


FIG. 15.

FIG. 13. — Collencyte de *Spongilla lacustris* : la cellule est fortement amiboïde et le noyau volumineux.

FIG. 14. — Choanocyte d'*Ephydatia fluviatilis* : le noyau basal renferme de gros blocs chromatiniens ; la collerette est légèrement tordue par la fixation.

FIG. 15. — Cellule éosinophile de *Spongilla lacustris* : les inclusions de taille uniforme occupent le centre de la cellule ; le noyau a l'aspect ponctué.

FREMIET et DEL RIO HORTEGA voient à la base du fouet une plage de cytoplasme fortement colorable. BRIEN a décrit la formation des Choanocytes à partir des Archæocytes initiaux et leur disposition en corbeilles vibratiles dans les leucons issus de gemmules. Dans la jeune éponge de cinq jours, il existe des corbeilles vibratiles parfaitement formées. Les *Choanocytes* sont les plus petites cellules de l'éponge : ils mesurent de 4 à 5 μ; le noyau se trouve à la base de la cellule, il ne renferme pas de nucléole et la chromatine est répartie en grains irréguliers assez volumineux. Le noyau des Choanocytes est petit, mais il renferme relative-

ment plus d'acide thymonucléinique que celui des autres éléments cellulaires de l'éponge. Le cytoplasme clair peut encore présenter quelques inclusions.

Chez Spongilla et Ephydatia adultes, les corbeilles sont plus grandes et plus nombreuses; elles sont constituées entièrement par de petits Choanocytes semblables à ceux de la jeune Spongilla. La figure 14 représente un Choanocyte d'Ephydatia; le fouet prend naissance non loin du noyau, dans une zone de cytoplasme plus colorable. La coupe représentée par la figure 8 renferme une corbeille vibratile de *Spongilla lacustris* adulte (c. v.).

c) Cellules éosinophiles et fuchsinophiles.

Les cellules fuchsinophiles décrites par FAURE-FREMIET chez *Ficulina ficus* sont des éléments allongés avec pseudopodes grêles; ils renferment des granulations de taille égale et fortement colorables par la fuchsine acide. Le noyau est irrégulier, clair, anucléolé. Ces cellules n'ont pas de rôle macrophage et sont continuellement en mouvement dans le parenchyme; elles dérivent des Archæocytes et l'on peut observer des formes intermédiaires.

Comme le fait remarquer FAURE-FREMIET, on peut rapprocher ces cellules des *Desmacytes* de GALTSOFF, des *Cellules rhabdifères* de WILSON (32-33) et des *Gray-cells* de WILSON et PENNEY, sans pouvoir toutefois les homologuer totalement à l'une ou à l'autre de ces cellules. FIEDLER décrit chez *Spongilla* des cellules renfermant des granulations sphéroïdales colorables par l'éosine et le bleu de Lyon; ces éléments sont amiboïdes, les prolongements ne renferment pas de granulations. Ces cellules sont allongées dans les espaces étroits et surtout près des surfaces libres, elles serviraient à capter et à digérer les aliments.

Dans le parenchyme de Spongilla adulte nous avons trouvé deux espèces de cellules contenant des granulations de forme et de colorabilité identiques : les *Cellules éosinophiles* et les *Cellules fuchsinophiles*. Les premières sont grandes, amiboïdes, aplaties; le noyau, dépourvu de nucléole, renferme de la chromatine granuleuse. Les inclusions, relativement volumineuses, entourent le noyau; la région périphérique de la cellule en est dépourvue. Elles se colorent faiblement par l'éosine et le bleu de méthyle. Nous croyons pouvoir rapprocher ces éléments des cellules décrites par FIEDLER et des *Gray-cells* de WILSON et PENNEY. Ces éléments doivent dériver de Collencytes; ils en ont l'allure et le noyau. La figure 15 représente une de ces cellules éosinophiles vue de face; les inclusions sphéroïdales ont toutes le même volume et le noyau a l'aspect ponctué.

Les cellules fuchsinophiles de la seconde catégorie ont été décelées à l'aide de la technique de MALLORY. Ce sont de petits éléments amiboïdes bourrés d'inclusions sphéroïdales identiques et colorées fortement par la fuchsine acide. Le noyau irrégulier est caché en grande partie par les inclusions cytoplasmiques denses, il ne renferme pas de nucléole. Dans la figure 16 nous avons intensifié la limite du noyau, pour que l'on puisse se rendre compte plus facilement des

proportions des différents éléments cellulaires. On peut encore voir une de ces cellules fuchsinophiles dans la figure 8 (c. f.) . Ephydatia possède également des cellules éosinophiles, mais nous n'avons pu déceler d'éléments fuchsinophiles.

d) Cellules granuleuses.

Tuzet décrit sous ce nom des éléments voisins des cellules fuchsinophiles, mais elle sont bourrées d'inclusions plus grosses et le noyau est refoulé à la périphérie. Prenant retrouve des cellules semblables dans les Éponges calcaires.

Dans la jeune Spongilla, possédant des corbeilles vibratiles bien formées, nous trouvons des cellules ayant la forme de Pinacocytes et provenant proba-

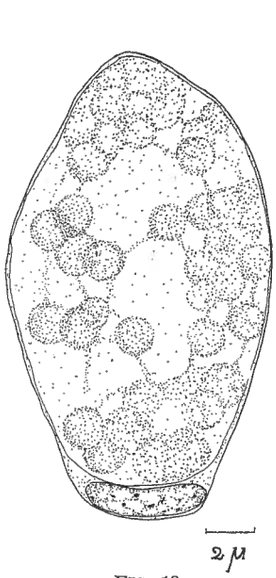


Fig. 18.

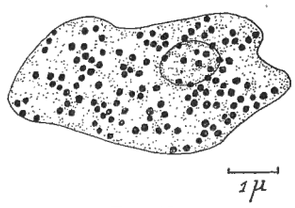


Fig. 16.

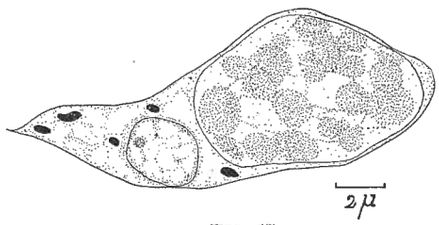


Fig. 17.

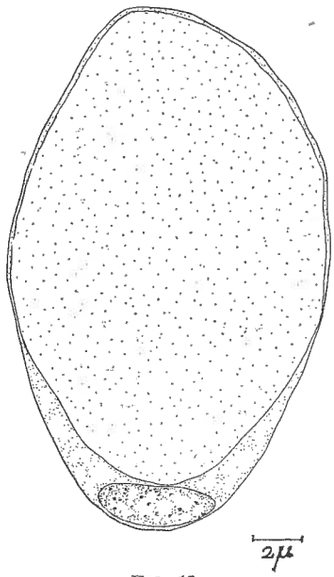


Fig. 19.

Fig. 16. — Cellule fuchsinophile de *Spongilla lacustris.*: les inclusions sont punctiformes.
Fig. 17. — Cystencytes d'une jeune *Spongilla* âgée de cinq jours : c'est un pinacocyte présentant une grande vacuole qui renferme des grains d'excrétion.
Fig. 18. — Cellule granuleuse excrétrice de *Spongilla lacustris* : le noyau discoïdal est rejeté à la périphérie ; la vacuole est très volumineuse.
Fig. 19. — Cellule globifère de *Spongilla lacustris* adulte : la grande vacuole pointillée renferme une substance amorphe.

blement de ceux-ci. Mais au sein du cytoplasme existe, outre les inclusions normales des Pinacocytes, une grande vacuole renfermant des granulations de taille différente et disposées en réseau. Ces cellules sont rares; elles se trouvent surtout près des canaux et de la couche externe de l'éponge. Nous pensons que ces inclusions sont des produits d'excrétion qui sont éliminés dans les canaux par la rupture de la vacuole qui les renferme. Ceci est confirmé par le fait qu'on ne les trouve que dans des éponges complètement constituées, possédant le système des canaux, des corbeilles vibratiles et l'oscule, c'est-à-dire

capables de se nourrir. Un de ces éléments est représenté dans la figure 17; cette cellule a encore l'aspect du Pinacocyte de la figure 12. Nous avons retrouvé ces cellules dans Spongilla adulte; elles sont très grandes sphériques ou ovoïdes. La vacuole, fortement dilatée, a repoussé le cytoplasme et le noyau vers la périphérie. Les granulations sont de taille égale dans une même cellule, mais elles varient d'une cellule à l'autre; elles sont disposées en réseau et se colorent fortement par l'éosine. Le noyau dépourvu de nucléole est discoïdal. Ces cellules peuvent atteindre 20 μ de diamètre : elles ont l'aspect représenté par la figure 18.

e) Cellules vacuolaires.

KELLER observe à la surface des éponges des processus vacuolaires dans des cellules dérivées de Trophocytes. WELTNER, FIEDLER et LIEBERKUHN (13) décrivent des cellules renfermant un liquide; WELTNER les appelle *Cystencytes* et distingue un nucléole dans le noyau. WILSON et PENNEY les appelle *Globiferous cells*; le noyau, anucléolé, est repoussé vers la périphérie. La nature du liquide renfermé dans ces vacuoles n'est pas encore définitivement établie : ce serait de l'amidon d'après KELLER, des substances amyloïdes (GANIN, LANKESTER) ou albuminoïdes (TUZET).

Dans les leucons de Spongilla, certains Archæocytes typiques à noyau nucléolé renferment plusieurs grandes vacuoles remplies d'un liquide se colorant fortement par l'éosine si l'on applique la technique de MANN : ce sont des *Cystencytes*.

Dans les Spongilla adultes nous ne retrouvons plus ces éléments, mais bien les *Cellules globifères* de WILSON et PENNEY. Ce sont de grands éléments sphériques renfermant une énorme vacuole pleine d'un liquide amyloïde éosinophile. Le noyau est repoussé à la périphérie et le cytoplasme est réduit à une plage restreinte entourant le noyau et à un film bordant la vacuole. Le noyau a la forme d'un disque circulaire et plat, sans nucléole et à chromatine réticulaire; son aspect est voisin de celui des Collencytes. Les Cystencytes de l'éponge jeune proviendraient donc directement des Archæocytes et les Cellules globifères de l'éponge adulte dériveraient des Collencytes.

Si l'on compare les Cellules globifères aux cellules granuleuses excrétrices décrites dans le chapitre précédent, il nous paraît probable qu'il s'agisse encore une fois de deux stades d'une même espèce cellulaire; nous pourrons résoudre cette question en étudiant les réactions histochimiques.

Dans la figure 19, montrant une Cellule globifère de Spongilla, le pointillé régulier représente la substance amorphe remplissant la grande vacuole. Ces cellules globifères, qui n'existent pas dans le jeune leucon et ne sont pas très abondantes dans Spongilla adulte, se retrouvent en grand nombre dans l'espèce Ephydatia jeune et adulte.

Des processus vacuolaires accompagnent l'élaboration des produits sexuels; nous envisagerons ces phénomènes dans un prochain travail.

CONCLUSIONS

La *jeune Spongilla* issue de la gemmule après cinq jours de germination à 23° renferme les éléments suivants :

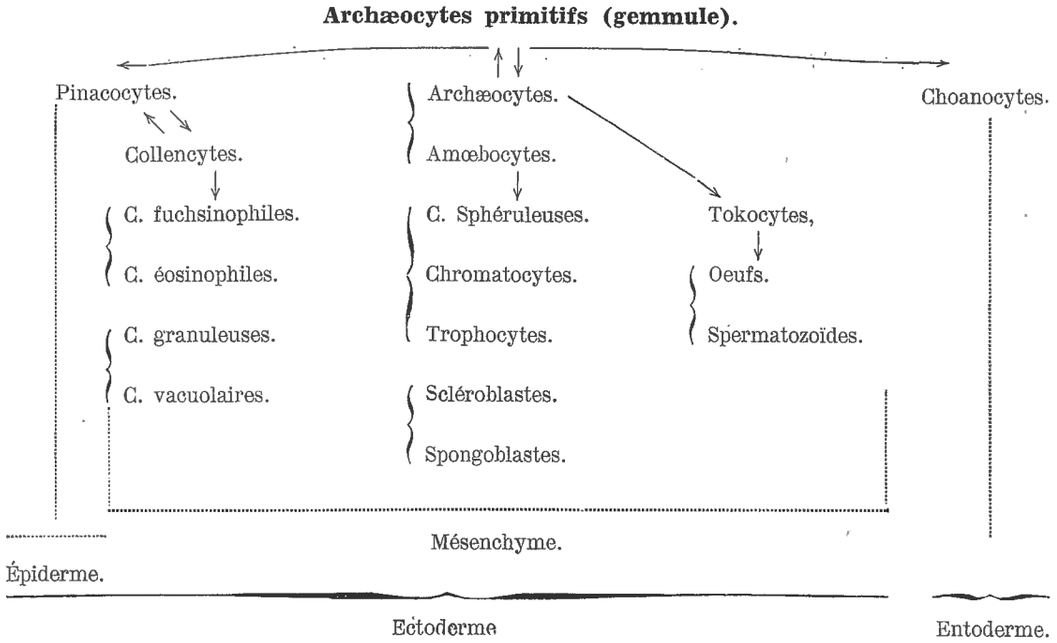
1° Des cellules nucléolées comprenant les Archæocytes, les Amœbocytes et les Scléroblastes;

2° Des cellules anucléolées ou pourvues d'un petit nucléole : ce sont les Pinacocytes, les Collencytes, les Choanocytes et les Cellules excrétrices.

Le parenchyme de *Spongilla adulte* se compose d'Archæocytes, de Tokocytes, d'Amœbocytes, de Cellules sphéruleuses, de Chromatocytes, de Trophocytes, de Scléroblastes, de Spongoblastes, d'une part; de Pinacocytes, de Collencytes, de Cellules fuchsinophiles et éosinophiles, de Cellules granuleuses excrétrices et de Cellules vacuolaires, d'autre part.

Ephydatia renferme à peu près les mêmes éléments cellulaires; chez cette espèce il n'existe pas de Chromatocytes ni de Cellules fuchsinophiles; l'absence de cellules granuleuses est largement compensée par l'abondance d'éléments vacuolaires.

En résumé, les éléments cellulaires des Spongilles peuvent se répartir en divers groupes que résume le tableau suivant :



Laboratoire de Biologie animale, Université libre de Bruxelles.

BIBLIOGRAPHIE

1. BRIEN, P. (1932), Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les *Spongillidae*. (*Arch. Zool. Exp.* t. 74.)
2. CASTRO RODRIGUEZ (1930), De la symbiose entre *Spongilla lacustris* et les Zoochlorelles. (*Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, t. LXI.)
3. COTTE (1903), Contribution à l'étude de la nutrition chez les Spongiaires. (*Bull. Biol. France et Belgique*, t. XXXVIII.)
4. DELAGE, Y. (1892), Embryogénie des éponges. Développement postlarvaire des éponges siliceuses. (*Arch. Zool. Exp., série* 2, t. 10.)
5. DEL RIO HORTEGA et FERRER (1917), Contribicion al cono-cinuento histologico de las esponjas. (*Bul. Réal. Soc. de Esp. Hist. Nat.*, vol. 17.)
6. DUBOSCQ et TUZET 1934), Sur le parabasal ou corps de Golgi des Éponges calcaires. (*Arch. Zool. Exp.*, t. 76.)
7. FAURE-FREMIET, M. (1931), Étude histologique de *Ficulina ficus*. (*Arch. Anat. Microsc.*, t. 27.)
8. FIEDLER, K. (1887), Ueber die Entwicklung der Geschlechtsprodukte bei Spongilla. (*Zool. Anz.*, 10. Jahrg. 266.)
9. GALTSOFF, P. (1925), Regeneration after dissociation. Histogenesis of *microciona prolifera*. (*Journ. Exp. Zool.*, t. 42.)
10. GOETTE (1886), Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Spongilla fluviatilis*. (*Abd. zur Entw. d. Tiere*, H. 3. Hamburg und Leizig.)
11. KELLER (1876), Ueber den Bau von *Reniera semitubulosa*. (*Zeit. Wiss. Zool.*, Bd. 30.)
12. LAMEERE, A. (1930), Précis de Zoologie. (*Spongiaires*, t. I.)
13. LIEBERKUHN (1856), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Spongillen. (*Müller's Arch. Anat. und Physiol.*)
14. LOISEL (1898), Contribution à l'histophysiologie des Éponges. (*Journ. Anat. et Physiol.*, t. 34.)
15. MEEWIS, H. (1934), Éléments régénérateurs dans le bourgeonnement pygidial et dans la zone de scissiparité chez *Chaetogaster diaphanus*. (*Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, t. LXV.)
16. — (1935), Contribution à l'histogénèse de *Spongilla lacustris*. (*C. R. du 11e Congrès Nat. Sc. Bruxelles.*)
17. METSCHNIKOFF (1879), Spongiologische Studien. Ueber die Nahrungsaufnahme bei Spongien. (*Zeit. Wiss. Zool.*, Bd. 32.)
18. MINCHIN (1900), The porifera in (*Lankester Treatise Zoology*. London.)
19. MÜLLER (1911), Das Regenerationsvermogen der Süsswasserschwämme ins besondere Untersuchungen über die bei ihren verkomende Regeneration nach Dissociation und Reunition. (*Arch. für Entwickl.*, Bd. 32.)
20. — (1911), Reduction Erscheunungen bei Süsswasserschwämmen. (*Arch. für Entwickl.*, Bd. 32.)
21. PASTEELS et LÉONARD (1935), Sur la détection du glycogène dans les coupes histologiques. (*Bull. Hist. Appl.*, t. XII.)

22. SAEDELEER, H. DE (1930), L'appareil parabasal des Craspédomonadines et des choanocytes d'éponges. (*C. R. Soc. Biol.*, t. CIII.)

23. SCHULZE (1885), Ueber das Verhaltnis der Spongien zur den Choanoflagellaten. (*Sitz. d. Akad. Berlin.*)

24. SOLLAS, W. J. (1888), Report on the *Tetractinellidae*. (*In Challenger Reports*, n° 35.)

25. TOPSENT (1898), Sur la digestion chez les Éponges. (*Arch. Zool. Exp.*, série 3, t. 6.)

26. — (1900), Étude monographique des Spongiaires de France. III. Monaxonides. (*Arch. Zool. Exp.*, série 3, t. 8.)

27. TUZET, O. (1931), L'appareil parabasal et les dictyosomes chez *Reniera simulans* Johnston et *Hymenacidon sanguinea* Grant. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 192.)

28. VOLKONSKY, M. (1929), Les choanocytes des éponges calcaires. Le corps apical organite cellulaire nouveau (*C. R. Soc. Biol.*, t. CII.)

29. WELTNER (1907), Zur Biologie von *Ephydatia fluviatilis* und die Bedeutung der Amœbocyte für die Spongilliden. (*Arch. für Naturgesch.*, Bd. 73.)

30. WIERZEJSKI (1886), Le développement des gemmules d'éponges d'eau douce d'Europe. (*Arch. Slaves de Biol.*)

31. — (1915), Beobachtungen über die Entwicklung der Gemmule der Spongilliden und der Schwamma aus der Gemmulae. (*Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie*, n° 3, Bd. 4-5.)

32. WILSON (1910), A study of some epitheloïd membranes in monaxonid Sponges. (*Journ. Exp. Zool.*, vol. 9.)

33. — (1925), Studies on dissociated sponge Cells. (*Carne Inst. Year Book*, n° 24.)

34. WILSON et PENNEY, The Regeneration of Sponges (Microciona) from dissociated cells. (*Journ. of Exp. Zool.*, vol. 56.)

35. ZYKOFF, W. (1892), Entwicklungsgeschichte von *Ephydatia mülleri* aus den *Gemmulae*. (*Bull. Soc. Imp. Natur. Moskow.*, vol. 1 et 2.)

ATROPHIE DES GLANDES GENITALES DE LA TURRITELLE SOUS L'INFLUENCE DU PARASITISME PAR LES SPOROCYSTES D'UN TREMATODE

PAR

Charles PÉREZ (Paris).

La *Turritella communis* Risso est assez fréquemment parasitée, dans la région de Roscoff, par les sporocystes d'un Trématode digénique, à cercaire hyménocerque. J'ai signalé sommairement ce parasite (1924) sous le nom de *Cercaria rhodometopa*. Horace W. STUNKARD l'a étudié plus en détail (1932) à l'occasion d'un séjour à Roscoff et fait connaître en particulier la topographie très compliquée de son système excréteur.

Dans la baie de Morlaix, le parasite a été rencontré 24 fois sur un total de 646 Turritelles examinées, soit 1 fois sur 27 individus ou 3,71 pour cent.

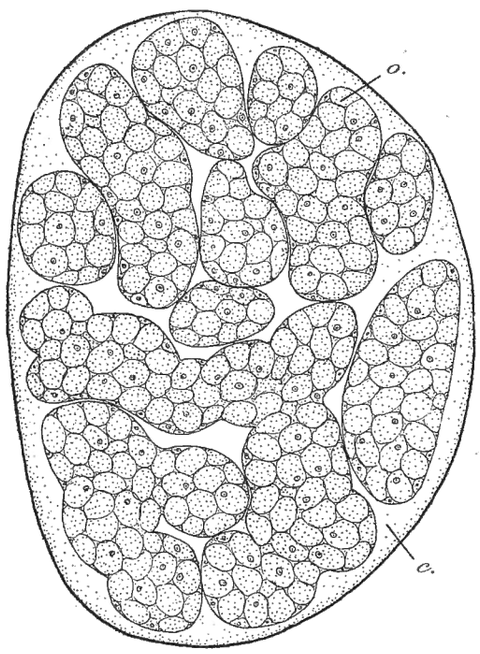
Le sexe des individus indemnes se distingue à première vue : les femelles arrivées à la maturité génitale ont le tortillon rosé, couleur du vitellus des œufs; les mâles ont le tortillon brun jaunâtre, couleur du pigment de la paroi testiculaire. Dans la variété *nivea*, où la coquille est blanche, les teintes des glandes génitales sont un peu plus claires.

L'infestation n'a jamais été observée jusqu'ici que sur des Turritelles adultes et les exemplaires envahis se reconnaissent immédiatement à la couleur orangé vif de leur tortillon : cette coloration est due à des granulations pigmentaires de la paroi du sporocyste. Les cercaires elles-mêmes sont incolores, à part leur région frontale, teintée d'un rose diffus.

Les deux sexes du Mollusque sont susceptibles d'héberger le parasite et, sans doute suivant l'ancienneté de l'infestation, ils présentent d'une manière comparable divers degrés d'atrophie de leur glande génitale, pouvant aller jusqu'à une castration assez complète pour qu'il devienne difficile de diagnostiquer le sexe, même sur coupes histologiques, examinées à un fort grossissement.

Une étude cytologique complète dépasserait les limites possibles du présent travail. Je me bornerai à des indications d'ensemble et à des figures sommaires.

Je commencerai par rappeler, comme terme de comparaison, que chez les adultes indemnes la glande génitale occupe à elle seule le sommet du tortillon et que, surtout chez les femelles, elle le remplit tout entier par l'accumulation de ses acini globuleux, réduisant le tissu conjonctif banal à quelques inter-



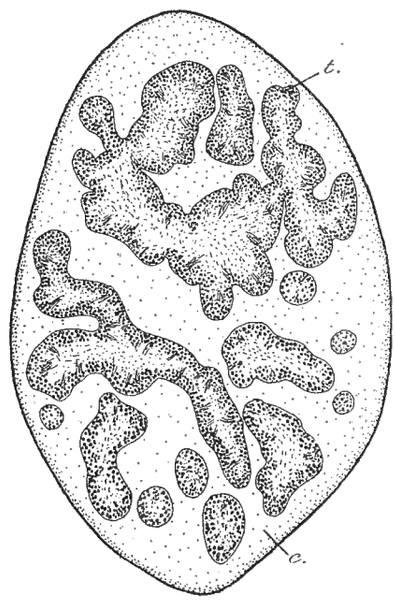


FIG. 1. — Coupe transversale du tortillon d'une Turritelle femelle indemne. × 50.
c, tissu conjonctif ; *o*, ovaire.

FIG. 2. — Coupe transversale du tortillon d'une Turritelle mâle indemne. × 50.
c, tissu conjonctif ; *t*, testicule.

stices étoilés (fig. 1). Chez les mâles, le tissu conjonctif interposé est notablement plus étendu (fig. 2) ; les acini testiculaires sont de forme plus tubulaire; leur manchon périphérique, constitué par la nappe des cellules germinales et les divers stades de la spermatogénèse, réserve une lumière axiale, correspondant environ au tiers de leur calibre et par où s'évacuent les spermatozoïdes achevés.

Lorsqu'on s'éloigne du sommet du tortillon vers des régions plus proximales, on rencontre du côté de la columelle les diverticules du foie (fig. 3); les acini génitaux n'occupent que la périphérie extérieure des tours de spire, les parties centrales étant parcourues par les voies collectrices. Chez le mâle, en particulier, des espaces déférents volumineux sont gorgés de sperme mûr qui s'écoule abondamment à la moindre ponction.

J'examinerai séparément dans les deux sexes l'état de la glande génitale chez les individus parasités. Pour simplifier l'exécution des figures, le contour extérieur des sporocystes a seul été représenté; les parasites, dont le volume relatif seul importe, apparaissent ainsi conventionnellement comme des lacunes des préparations.

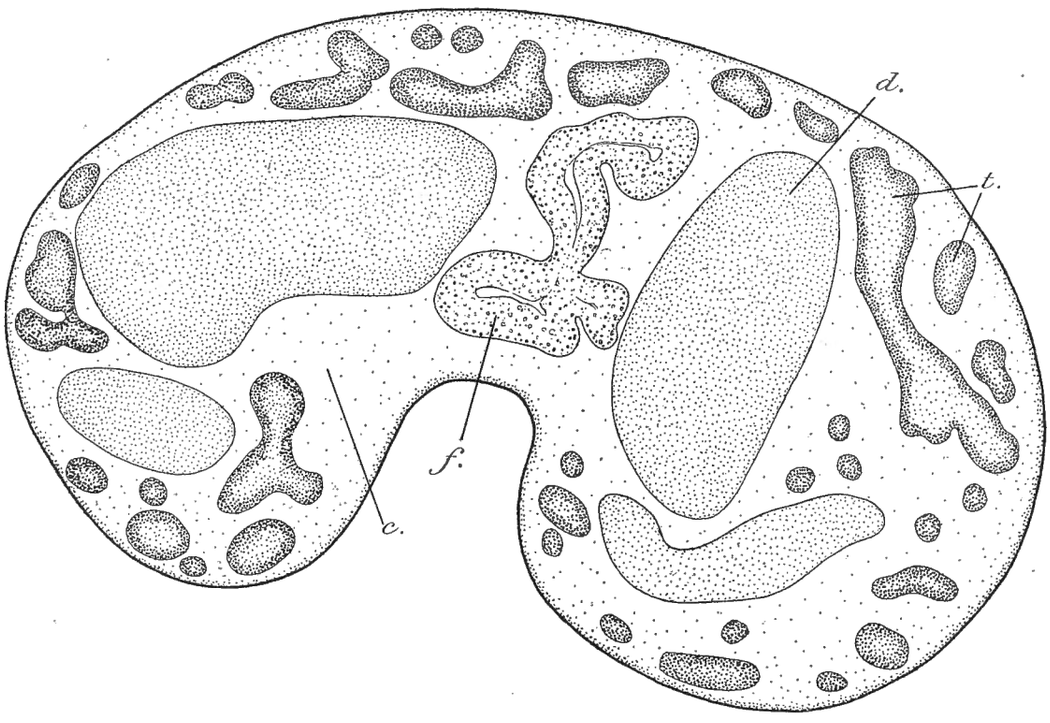


FIG. 3. — Coupe oblique et plus proximale du tortillon d'une Turritelle mâle indemne. ×60.
d, voies déférentes ; *f*, foie.

La figure 4 est relative à un mâle dont l'infestation paraît assez récente, ainsi qu'il résulte à la fois du volume assez réduit occupé dans le tortillon par les sporocystes et de l'état évolutif de ces derniers : on n'y voit, en effet, que des massifs en segmentation et dans aucun d'eux l'organogénèse conduisant aux cercaires n'a encore commencé. Le testicule a un aspect absolument normal; toutes les phases de la spermatogénèse s'y montrent actives et une masse spermatique abondante distend les voies déférentes.

La figure 5 est empruntée, au contraire, à un mâle déjà largement envahi par des sporocystes bourrés de cercaires. Les acini testiculaires y sont encore bien visibles, mais la spermatogénèse y est beaucoup moins active. La couche marginale, formée par les gonies et par les diverses étapes de la spermiogénèse, se réduit à une épaisseur minime, immédiatement contiguë à la paroi limite externe de la glande. Manifestement, l'assise germinative se dégarnit progressivement par la chute des derniers éléments achevés et cesse de se reconstituer

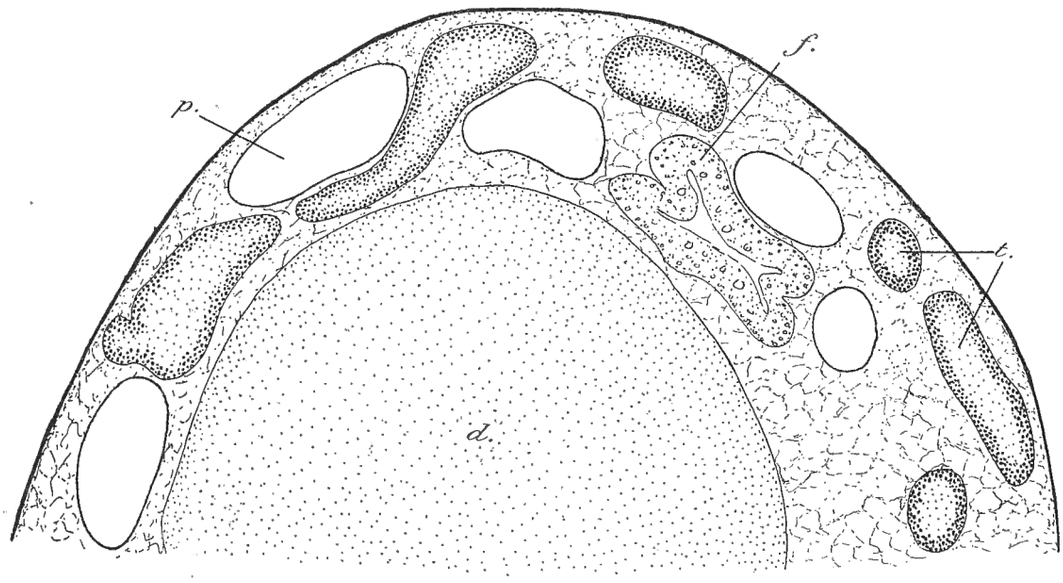


FIG. 4. — Portion de la coupe du tortillon dans une Turritelle mâle au début de l'infestation. × 60. — *p*, parasites = sporocystes.

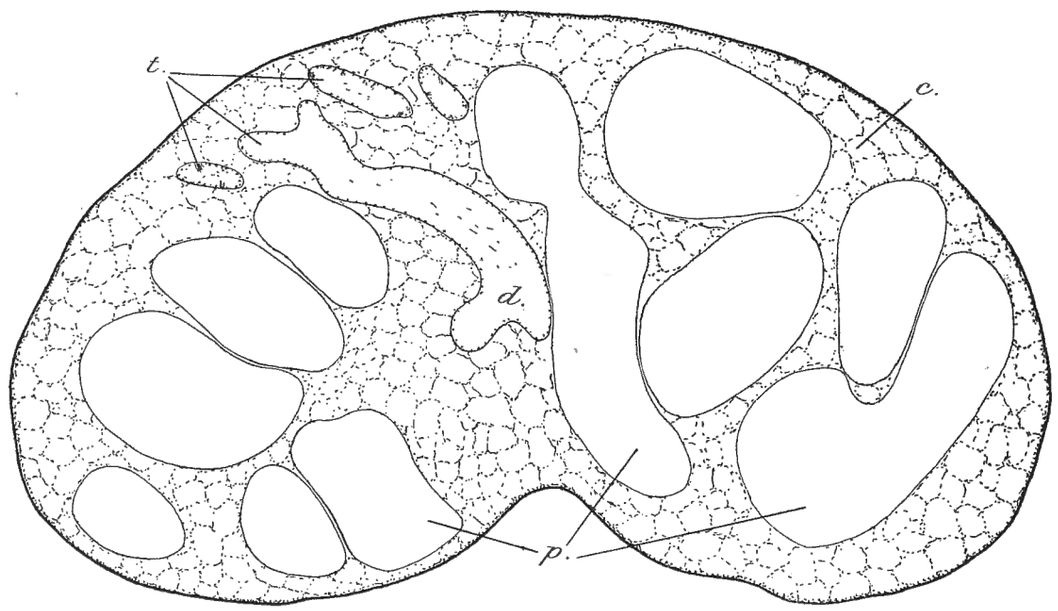


FIG. 5. — Coupe oblique du tortillon dans une Turritelle mâle fortement infestée. × 60. Mêmes lettres que précédemment.

par une nouvelle prolifération de gonies. Les lumières des acini et des voies déférentes sont presque complètement vidées et l'on n'y rencontre plus que de rares spermatozoïdes.

Enfin, la figure 6 représente une coupe pratiquée à travers le tortillon d'un individu infesté au maximum. Les sporocystes bourrés de cercaires sont tassés les uns contre les autres et leurs insterstices uniquement occupés par le tissu conjonctif banal, où l'on ne retrouve aucune trace de la glande génitale; il est évidemment impossible de diagnostiquer, d'après de pareilles coupes, le sexe primitif de l'individu. Peut-être les acini testiculaires régressés se rétractent-ils de plus en plus vers les voies déférentes sur lesquelles ils sont implantés, pro-

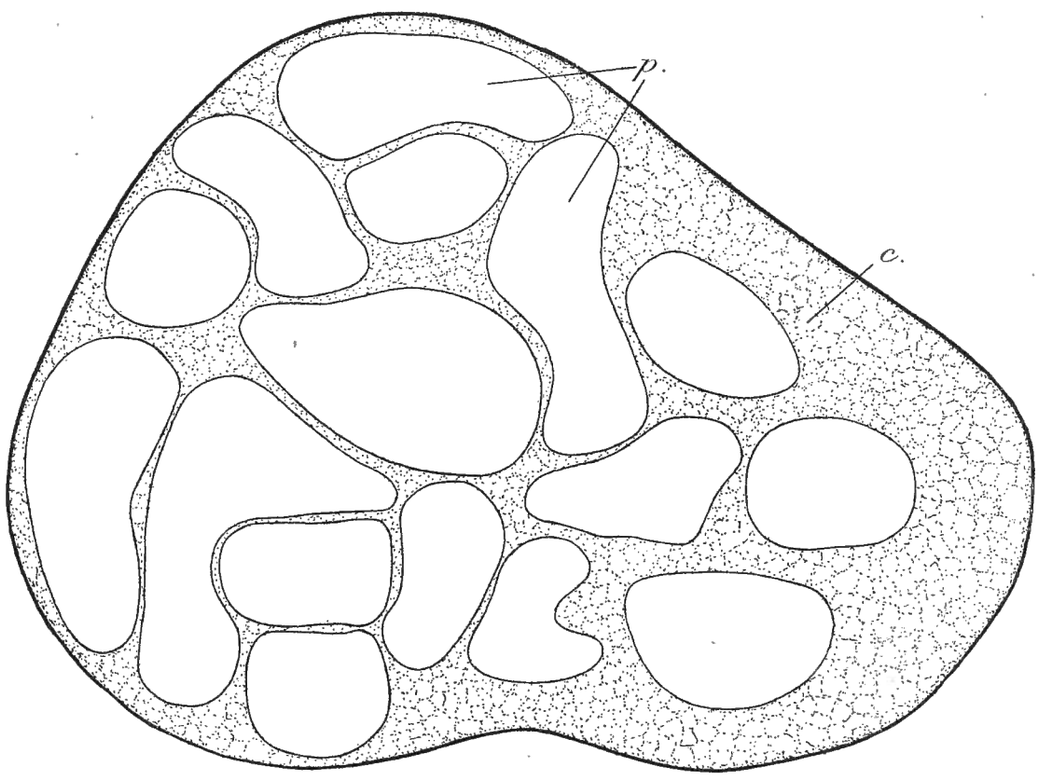


FIG. 6. — Coupe transversale d'une Turritelle très fortement infestée. × 60.
La glande génitale, atrophiée au maximum, a complètement disparu du tortillon.

cessus inverse de celui par lequel la glande s'est développée chez les jeunes individus arrivant à la maturité génitale.

Des phénomènes tout analogues s'observent dans le sexe femelle. On rencontre des Turritelles très peu infestées, soit que leur contamination soit récente, soit que la multiplication numérique des sporocystes ait été limitée; la surface de leur tortillon apparaît comme une mosaïque irrégulière de plages roses ou

orangées, où affleurent respectivement des acini ovariens turgescents ou des parasites.

La figure 7 représente une coupe d'un de ces individus; l'ovaire est tout à fait normal; l'épithélium germinatif montre toutes les étapes de la croissance

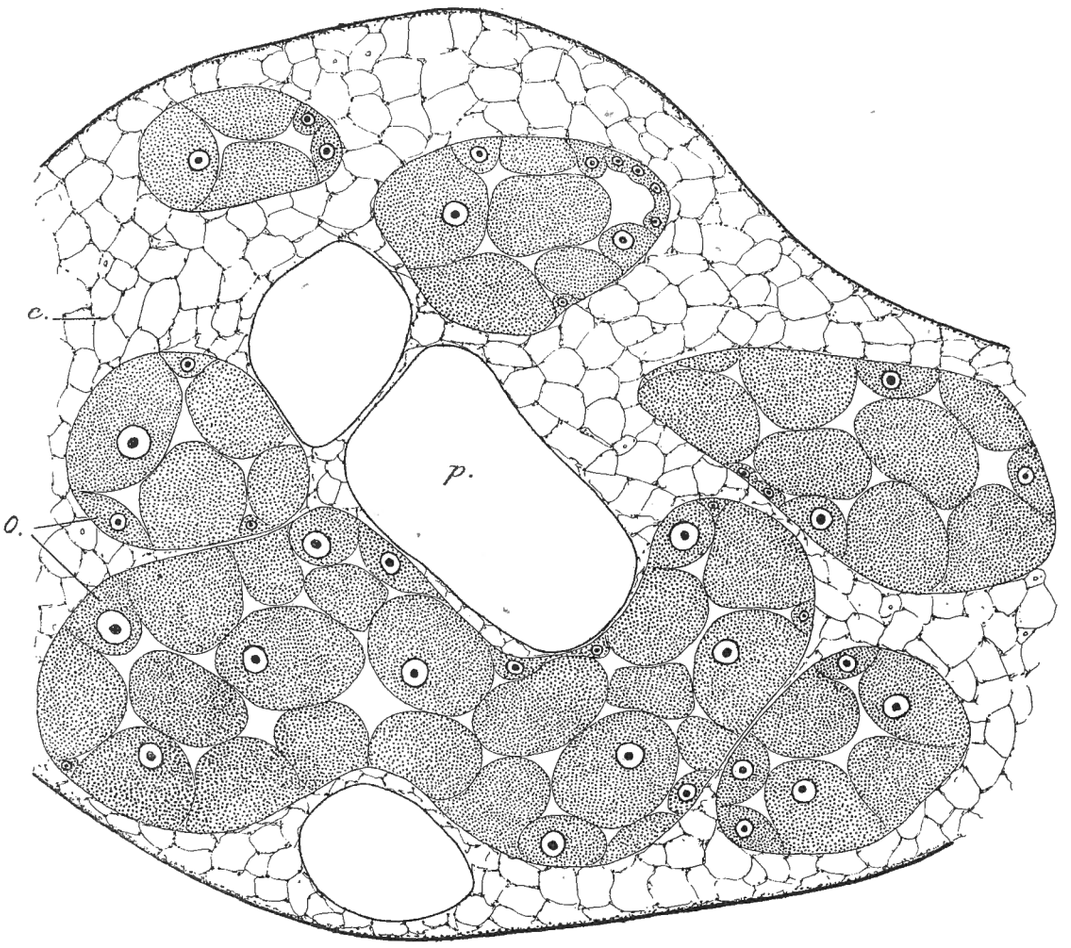


FIG. 7. — Coupe du tortillon dans une Turritelle femelle faiblement envahie. × 90.
o, ovaire normal.

des oocytes, et les plus volumineux, bourrés de grains vitellins, atteignent leur taille achevée. Il ne semble pas qu'aucun processus involutif se soit encore installé.

La figure 8 est, au contraire, empruntée à une femelle infestée d'une manière massive. L'ovaire occupe, dans son ensemble, un volume beaucoup plus réduit. Un grand nombre d'acini sont entièrement vides. D'autres contiennent de volumineux oocytes tombés dans leur lumière, mais ces oocytes n'ont cependant pas atteint leur limites de croissance et leur cytoplasme présente

FIG. 8. — Coupe du tortillon d'une Turritelle femelle largement infestée. × 90.
o, ovaire en régression.

des plages encore sans vitellus ou à vitellus peu abondant. Il semble donc y avoir une chute précoce, dans la cavité de la glande, de nombreux oocytes qui se sont détachés de la paroi avant d'avoir atteint leur plein développement.

Il en résulte que, comme dans le sexe mâle, l'épithélium germinatif se dépouille de ses éléments sexuels déjà différenciés et tend à devenir stérile, son repeuplement en éléments jeunes étant manifestement inhibé. Quand on examine, en effet, à un fort grossissement la paroi des acini, on y observe, suivant les régions, des aspects extrêmement variés : les cellules conjonctives

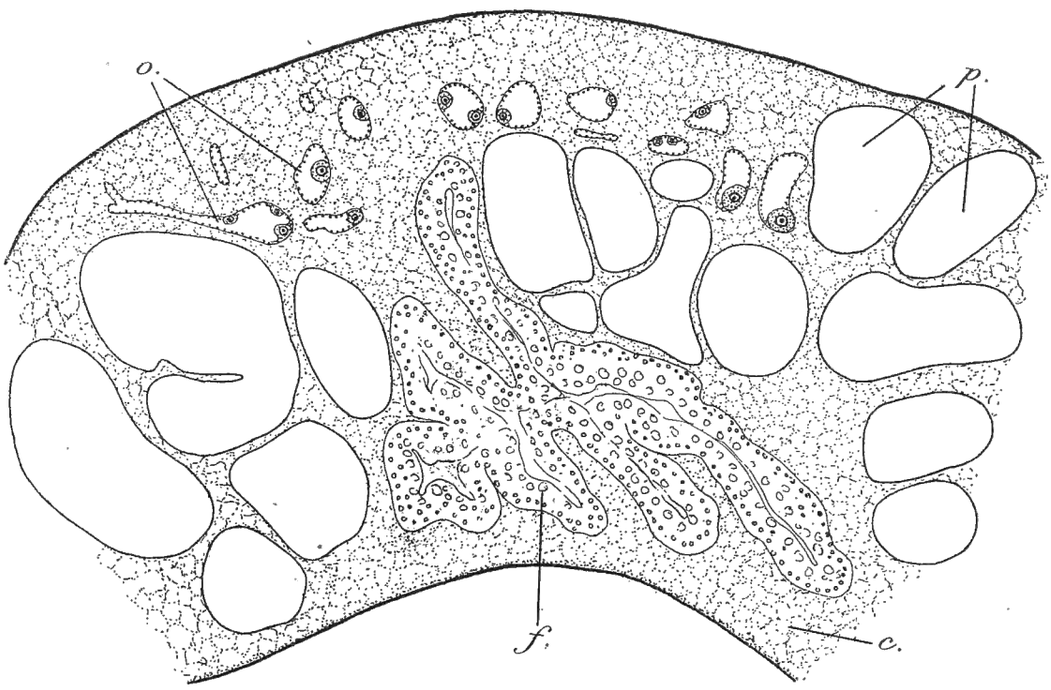


FIG. 9. — Coupe longitudinale du tortillon d'une Turritelle femelle largement infestée. ×66.
o, ovaire en régression.

de signification folliculaire y sont, par exemple, bourrées de tablettes vitellines phagocytées, ou bien elles y présentent ces plaques jaunes d'aspect laqué que j'ai déjà interprétées ailleurs (1930) comme des matières de réserve résultant de la digestion de ce vitellus englobé. On trouve donc la preuve qu'une abondante résorption d'oocytes a eu lieu antérieurement, par les mêmes processus de phagocytose dont l'ovaire est le siège, chez les individus indemnes, à la fin de la saison génitale, mais qui prennent ici, sous l'influence du parasitisme, une importance beaucoup plus grande.

Un état un peu différent est représenté par la figure 9. Les acini ovariens sont de volume très réduit et leur cavité est entièrement vide; par contre,

l'épithélium germinatif est moins régressé et contient un nombre appréciable d'oocytes jeunes de tailles diverses.

Enfin, dans les cas extrêmes, toute trace visible de la glande génitale a disparu du tortillan (fig. 6).

Les processus d'atrophie de la glande génitale sont donc équivalents dans les deux sexes et aboutissent pratiquement à la stérilité absolue. Cette stérilité est sans doute définitive; je n'ai du moins jamais rencontré d'indices d'une disparition ultérieure des parasites amenant la guérison des Turritelles infestées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

PÉREZ, CH., Le complexe éthologique de la Turritelle et du Phascolion strombi. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. 49, 1924, pp. 341-343.)

— Processus de résorption dans l'ovaire de la Turritelle (en collaboration avec Mme J. KOSTITZINE). (*C. R. Soc. Biologie Paris*, t. 104, 1930, pp. 1270-1272.)

STUNKARD, HORACE, W., Some larval Trematodes from the coast in the region of Roscoff, Finistère. (*Parasitology*, t. 24, 1932, pp. 321-343.)

SUR L'EXISTENCE DE VESTIGES OCULAIRES CHEZ *COECOBARBUS GEERTSI*

PAR

Pol GÉRARD (Bruxelles).

Coecobarbus Geertsi est un Cyprinidé aveugle qui vit dans les cours d'eau souterrains du Bas-Congo (1). Dans son étude sur les poissons aveugles, parue en 1926, PELLEGRIN (2) mentionne qu'il ne possède aucun vestige d'yeux : « ces organes, dit-il, ont complètement disparu, et l'on n'en trouve pas même trace en soulevant la peau ».

Au cours de recherches sur des *Coecobarbus* que nous avons pu recueillir à Thysville (Congo belge) (1) et fixer dans de bonnes conditions, nous sommes arrivé à des conclusions différentes.

A l'examen extérieur, la tête du *Coecobarbus* présente, à l'endroit occupé normalement par l'orbite, une dépression large et peu profonde, recouverte par le tégument. En soulevant celui-ci, on tombe ou sur l'os sous-jacent, ou sur des amas graisseux qui remplissent les cavités osseuses de la face. C'est dans l'une d'elles que les yeux se trouvent profondément enfouis.

Mieux qu'une longue description, l'examen des deux coupes ci-jointes (fig. 1 et 2) permet d'en repérer la situation exacte. L'œil apparaît comme un minuscule granule brunâtre, d'un cinquième de millimètre environ, se détachant nettement sur le fond blanc graisseux, situé en dehors des bandelettes olfactives et plus ventralement qu'elles. Une capsule solide semble l'entourer de toutes parts, d'où partent trois tractus (deux vers l'avant, un vers l'arrière) qui vont s'attacher aux travées osseuses.

Examiné après montage *in toto* (fig. 3), l'œil apparaît comme formé d'une masse centrale pigmentée de contours bosselés, dans laquelle le pigment, assez

(1) Nous saisissons cette occasion pour remercier vivement M. RANDOUR, qui nous a guidé et assisté au cours de la courte exploration que nous avons faite des grottes de Thysville.

irrégulièrement réparti, se condense plus spécialement en un endroit, pour former une tache plus sombre. A quelque distance de cette masse pigmentée se rencontre la coque globuleuse, formée de segments cartilagineux sur lesquels s'insèrent les tractus cités tantôt et qui sont surtout formés de fibres musculaires striées.

Sur coupes sériées (voir fig. 4) on constate que la capsule oculaire n'est pas uniquement formée de cartilage; en certains endroits, elle est fibreuse; en d'autres, osseuse. Elle présente, de plus, un pertuis par lequel fait légèrement saillie la masse pigmentée.

Entre celle-ci et la paroi de la capsule s'étend un espace occupé soit par du

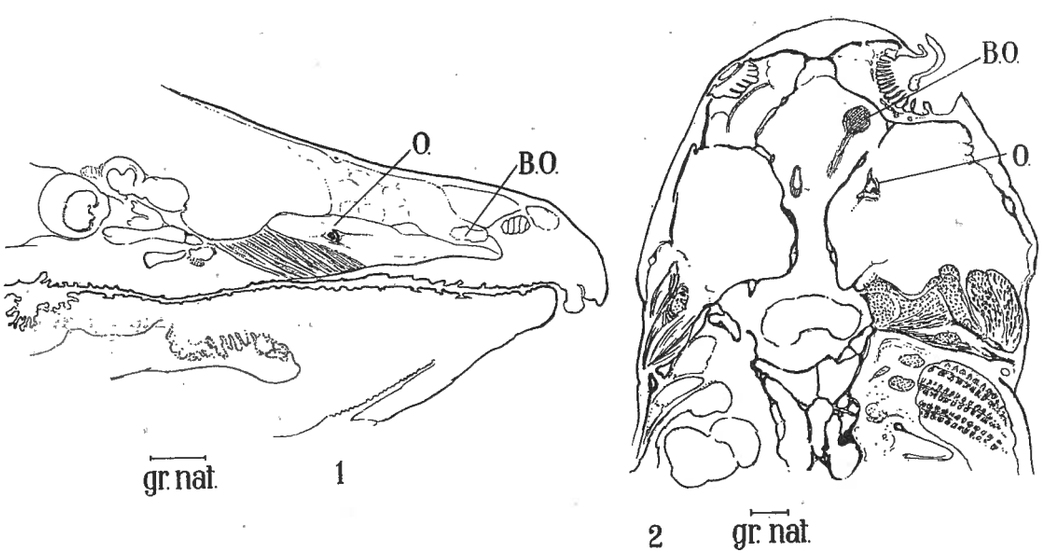


FIG. 1. — Coupe parasagittale de la tête de *Cœcobarbus*. — *B.O.* = bulbe olfactif ; *O.* = œil.
FIG. 2. — Coupe frontale et légèrement oblique de la tête. L'œil n'est intéressé que d'un côté.

tissu conjonctif que traversent différents organes, soit par un très fin réseau non cellulaire, résultant vraisemblablement de la coagulation d'un liquide protidique.

La masse pigmentée présente une cavité centrale : c'est donc une vésicul(irrégulière dont la partie peu pigmentée (*Div.*) est réduite à une mince paroi, formée de cellules polygonales disposées en un épithélium qui renferme de nombreux granules arrondis de mélanine.

La partie fortement pigmentée est de composition plus complexe.

Elle apparaît, à la coupe, de forme lenticulaire, venant boucher la fenêtre capsulaire; on lui distingue facilement une face antérieure, plus mince, et une face postérieure, plus épaisse, entourées par une couche pigmentaire commune, de structure semblable à celle que nous venons de décrire plus haut.

Le feuillet qui la tapisse intérieurement est formé, sur la face antérieure, par un épithélium cylindrique simple, régulier, non pigmenté. Sur les bords

de la vésicule, ces cellules s'allongent, perdent leur ordonnance régulière et forment une zone de transition avec la partie postérieure du feuillet, plus épaisse et plus complexe. On distingue à ce niveau, en allant de dehors en dedans, une couche de noyaux assez densément répartis contre le feuillet pigmenté; puis vient une couche grenue, dont l'aspect ne peut mieux se comparer qu'à celui d'une couche plexiforme rétinienne; vers l'intérieur, enfin, une couche unistratifiée de noyaux assez espacés.

De la zone de transition partent des traînées cellulaires qui tapissent de façon discontinue la face profonde de l'épithélium antérieur. La cavité de la vésicule se trouve ainsi réduite à l'état de fente aplatie, assez irrégulière.

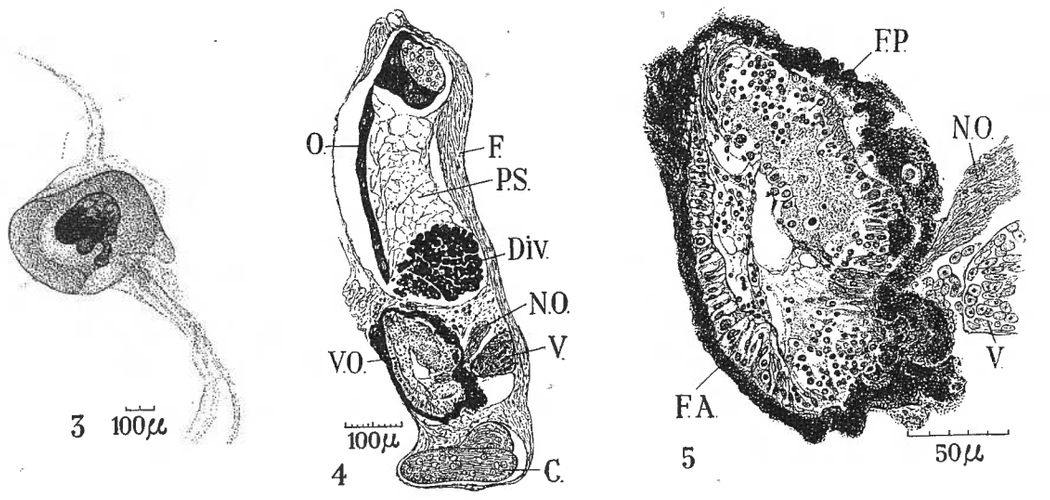


FIG. 3. — Œil détaché et montré *in toto*, montrant la vésicule pigmentée centrale, irrégulière, qui présente une partie beaucoup plus pigmentée. — Autour d'elle, la capsule à laquelle s'attachent les muscles.

FIG. 4. — Coupe à travers l'œil. La capsule est composée de segments cartilagieux (*C.*), fibreux (*F.*), et osseux (*O.*). La vésicule optique (*V.O.*) semble séparée du reste (*Div.*) de la vésicule pigmentée. *N.O.*, nerf optique; *V.*, vaisseau représentant vraisemblablement le reliquat de la glande choroïdienne; *P.S.*, poche séreuse.

FIG. 5. — Coupe à plus fort grossissement de la vésicule optique. *F.A.*, son feuillet antérieur; *F.P.*, son feuillet postérieur; *N.O.*, *V.*, cf. figure 4.

La vésicule pigmentée présente donc, en un endroit, tous les caractères d'une vésicule optique atrophique, dans laquelle on reconnaît facilement l'hémisphère antérieur simple du postérieur plus complexe. Chez *Coecobarbus*, cette vésicule est complètement close, et du côté de sa face antérieure on ne trouve pas de traces de cristallin.

Sur la face postérieure s'implante un tractus nerveux, formé de fibres non myélinisées, qui représente un nerf optique fortement atrophié. Près de lui (fig. 4 et 5) s'étend une lacune sanguine, irrégulière, dont l'importance est dis-

proportionnée au volume de la vésicule optique : il s'agit, sans nul doute, d'un vestige de la « glande choroïdienne », formation constante chez les Téléostéens. Quant à l'espace granulo-filamenteux compris entre la capsule et la vésicule pigmentée, il peut être assimilé à une poche sérieuse intra-orbitaire, décrite chez les Téléostéens par Rochon-Duvigneaud et Verrier (3). De ce fait, la capsule fibro-chondro-osseuse est l'homologue de la sclérotique.

Cristallin mis à part, l'œil de *Coecobarbus Geertsi* présente donc, sous une forme extrêmement réduite et simplifiée, toutes les parties d'un œil normal de Vertébré.

Son enfouissement dans la profondeur, joint à l'état rudimentaire de la rétine et du nerf optique, ne lui permet pas de recevoir des impressions lumineuses, ni de les conduire vers les centres nerveux lorsque l'animal est placé à la lumière. C'est donc un organe vestigial sans aucune fonction.

Nous avons eu l'occasion d'examiner un jeune exemplaire de *Coecobarbus* (2 cm. de long). L'œil y présentait les mêmes caractères d'enfoncement et d'atrophie que chez l'adulte, contrairement à ce qui se passe chez un autre poisson cavernicole, *Amblyopsis spelaeus*, où l'œil s'atrophie graduellement avec l'âge.

Coecobarbus Geertsi n'est pas seulement un poisson aveugle. C'est également un albinos vrai. Placé à la lumière pendant plus d'un mois, ainsi que l'a fait M. Randour, il ne se recolore pas. Albinisme et atrophie oculaire vont donc, en ce cas, de pair.

Une étude minutieuse des autres poissons réputés complètement anophtalmes permettrait peut-être de faire les mêmes constatations. Elle nous livrerait des documents du plus haut intrêt pour envisager, d'une façon générale, le problème de la genèse de cette curieuse anomalie.

Laboratoire d'Histologie. Faculté de Médecine de l'Université de Bruxelles.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. — Boulanger, Rev. Zool. Afr., **9**, L52 (1921).
2. — Pellegrin, Rev. génér. Sci., 641 (1926).
3. — Rochon-Duvigneaud et Verrier, C. R. Acad. Sci. Paris, **184**, 539 (1927).

LE GENRE *MICROSANIA* AU CONGO BELGE : *M. GHESQUIEREI* n. sp. (Dipt. : *CLYTHIIDAE*)

PAR

A. COLLART (Bruxelles).

On sait que le genre *Microsania* fut créé par ZETTERSTEDT en 1837, pour une espèce qu'il nomma *stigmaticalis*, la rapprochant des *Cyrtoma* MEIGEN, avec lesquels elle n'avait guère d'affinité, puisqu'il s'agissait en réalité de deux genres appartenant à des familles différentes. MEIGEN lui-même s'y était d'ailleurs trompé, car après avoir décrit (1824) les *Cyrtoma* vrais, *atra*, *nigra* et *rufa*, qui sont actuellement des *Empididae* du genre *Bicellaria* MACQUART (1823), il y ajouta par la suite (1830) les *Cyrtoma pallipes* et *pectinipennis*, que l'on range dans le genre *Microsania*, en tête des *Clythiidae (Platypezidae)*.

Pendant longtemps les *Microsania*, qui depuis 1837 comptaient trois espèces, ne furent connus que de quelques endroits de l'Europe septentrionale, surtout et passèrent pour de grandes raretés, jusqu'au jour où M. G. SÉVERIN (1921) rencontra ces insectes, voltigeant en nombre imposant, dans la fumée produite par des incendies de forêts et de bruyères, en Haute-Belgique, dans les fagnes et en Basse-Belgique, dans la région campinienne. Il a été démontré depuis (EDWARDS, 1934) que la fumée provoquée par une poignée de foin et de détritus végétaux en ignition suffisait à attirer ces curieux insectes.

En 1865, LOEW décrivit, de l'Amérique du Nord, le *Platycnema imperfecta* rapporté plus tard (MELANDER, 1922) au *Microsania stigmaticalis* ZETTERSTEDT. J'avais cru pouvoir émettre des doutes au sujet de cette synonymie (COLLART, 1933) et je supposais que les spécimens américains, considérés par MELANDER comme des *stigmaticalis*, devaient fort probablement s'appeler *Microsania imperfecta* LOEW. En outre, dans ma correspondance avec le Dr L. MELANDER, j'admettais également que l'espèce américaine appelée *Microsania pectinipennis* MEIGEN représentait en réalité une forme nouvelle. Tout récemment, MALLOCH (1935) a suivi entièrement cette manière de voir. Il a donné une courte diagnose et un dessin de l'hypopyge du *Microsania imperfecta* LOEW et a décrit sous le

nom de *Microsania occidentalis* MALLOCH l'espèce qui passait généralement en Amérique pour *pectinipennis* MEIGEN.

D'après MALLOCH, *Microsania imperfecta* LŒW a été recueilli en nombre considérable sur la vitrine éclairée d'un magasin, et *Microsania occidentalis* MALLOCH sur la fenêtre d'une scierie et sur une plage. MELANDER note pour les deux espèces américaines, que des mâles furent attirés par un piège à lumière, tandis que des femelles furent trouvées sur les fenêtres dans les habitations et qu'en plusieurs occasions ces insectes se rencontrèrent courant près d'une tente, pendant un camp en forêt.

Ces étranges petits Diptères n'étaient connus que d'Europe et d'Amérique, lorsque M. A. TONNOIR découvrit en Nouvelle-Zélande, dans le Parc du Cawthron Institute, des *Microsania* dansant dans la fumée produite par des amas de détritus végétaux en feu. L'espèce était nouvelle et prit nom *Microsania Tonnoiri* COLLART.

Peu de temps après cette découverte, une ♀ de *Microsania* était capturée en Australie par M. G. HILL. L'insecte me fut transmis par l'aimable intermédiaire de M. A. TONNOIR et portait cette indication : Tautawangalo, 30.11.34, Sandfly Biting 5 pm. Il s'agit vraisemblablement dans ce cas d'une erreur d'observation due à la présence de *Simulium*. Quant à la détermination spécifique de l'insecte, il est prudent de ne pas se prononcer en l'absence du mâle, et il faudra attendre la capture de ce dernier avant de pouvoir dire si l'on a affaire à l'espèce néo-zélandaise ou à une forme distincte. Cette capture est néanmoins remarquable, en ce sens qu'elle nous permet de comprendre le genre *Microsania* dans la faune diptérienne du continent australien.

Vu la vaste dispersion du genre *Microsania*, il était intéressant de rechercher s'il n'appartenait pas également à la faune éthiopienne, et c'est à M. J. GHESQUIÈRE que revient l'honneur d'avoir démontré, par l'envoi récent d'un abondant matériel, que les *Microsania* ne paraissent pas rares au Congo belge et que ces minuscules Diptères, tout comme leurs congénères européens ou néo-zélandais, montrent une prédilection très spéciale et pour le moins curieuse vis-à-vis de la fumée dégagée par la combustion des matières végétales.

M. J. GHESQUIÈRE a capturé des *Microsania* à Eala et à Flandria, dans le district de l'Équateur. Il a remarqué, que si on les voit voltiger en nombre dans l'abondante fumée d'un feu d'herbes, les émanations d'un feu de bois sec, autour d'une cuisine, par exemple, ne les attire nullement. Ils n'apparaîtraient d'ailleurs qu'en certains endroits, et, au cours d'un essai aux environs d'Eala, un grand feu d'herbes et de détritus végétaux, allumé en forêt, n'a rien donné. L'espèce congolaise ne s'observerait en quantité qu'entre 10 et 17 heures et serait introuvable le matin. Lorsque le feu s'éteint, à la tombée de la nuit, on trouve des *Microsania* sur les brindilles calcinées au milieu des cendres, si chaudes encore, que l'on ne peut y poser la main.

M. J. GHESQUIÈRE a également observé que, contrairement aux habitudes

des formes paléarctiques, ou tout au moins du *Microsania pectinipennis* MEIGEN (EDWARDS, *l. c.*), l'espèce congolaise volait aussi bien au ras du sol qu'à une hauteur de 2 à 3 mètres, les deux sexes mélangés.

J'avais émis l'opinion (COLLART, 1934) que les *Microsania*, tout comme les autres représentants de la famille à laquelle ils appartiennent, étaient probablement mycétophages à l'état larvaire et qu'ils se développaient vraisemblablement dans les Champignons spéciaux qui apparaissent souvent en nombre après les incendies forestiers. Ce comportement expliquerait d'ailleurs dans une certaine mesure l'attraction exercée par la fumée sur ces insectes. A Flandria, M. J. GHESQUIÈRE a pu recueillir une dizaine de kilogrammes de Champignons (3 espèces) se développant sur des troncs calcinés, dans une parcelle d'environ 900 hectares de forêt abattue et brûlée, où des *Microsania* avaient été capturés. Mis en observation, ces Champignons donnèrent lieu à des éclosions d'insectes divers, parmi lesquels figurent quelques petits Diptères, mais pas un seul *Microsania*. Le résultat ne fut pas plus brillant au point de vue qui nous intéresse, avec plus de 25 kilogrammes de carpophores de GANODERMA et de FOMES récoltés à Eala, à proximité d'un endroit où abondaient les *Microsania*. Il serait à souhaiter que ces recherches puissent se poursuivre, peut-être dans d'autres directions, et qu'elles aboutissent un jour à la connaissance des premiers états des *Microsania*, états dont l'étude pourrait révéler des surprises et nous donner des aperçus nouveaux sur la position à assigner dans la classification systématique à ces curieux Diptères.

Microsania Ghesquierei n. sp.

MÂLE : tête presque aussi large que le thorax. Face noire, palpes jaunâtres, trompe brune. Antennes noires; arista jaunâtre, sa longueur atteignant à peu près la moitié de la largeur de la tête. Triangle ocellaire proéminent, noir, à soies noires. Soies postoculaires faiblement jaunâtres, les péristomales blanchâtres.

Thorax noir à pruinosité grisâtre. Deux soies humérales, l'antérieure souvent jaunâtre; les autres soies thoracales noires. Balanciers brunâtres. Pattes brun noirâtre à tibias jaunâtres. Une longue soie subapicale noire, au bord interne des tibias médians. Ailes (fig. 1), d'un blanc laiteux à reflets irisés; nervures décolorées; stigma pâle, relativement peu apparent. Ciliation costale, formée d'une double rangée de petites soies noires. Poils écailleux de la base de l'aile jaunâtres.

Abdomen noir, un peu luisant, à pilosité blanchâtre, longue, assez touffue à la base, de même que sur les bords latéraux des tergites. Quelques petits poils noirs, dressés, vers le milieu des derniers segments dorsaux. Ventre jaunâtre. Hypopyge caractéristique (fig. 2) à crochets supérieurs longuement acuminés; expansions basales de ces mêmes crochets, ni régulièrement arrondies, comme chez *M. pallipes*, ni rétrécies, comme chez *M. pectinipennis*.

Longueur : 1.8 à 2 mm., d'après des exemplaires à sec, hypopyge recourbé sous l'abdomen; 2.2 à 2.8 mm., d'après des exemplaires en alcool, hypopyge plus ou moins étalé.

Femelle : face noirâtre, nasiforme; trompe brune à brun jaunâtre, palpes jaunâtres. Antennes noires. Front noir à pruinosité grisâtre, s'élargissant brusquement un peu au-dessus des antennes, où sa largeur équivaut environ au tiers de la largeur totale de la tête. Yeux à facettes égales, excepté au niveau de l'insertion des antennes, où elles paraissent un rien plus grandes.

Thorax noir à soies noires. Balanciers brunâtres. Pattes à pilosité plus courte que chez le mâle. Ailes d'aspect semblable à celles du mâle.

Abdomen noir, le bord postérieur des tergites étroitement jaunâtre. Pilosité noire, très clairsemée et très courte.

Longueur : 1.3 à 1.5 mm., d'après des exemplaires desséchés.

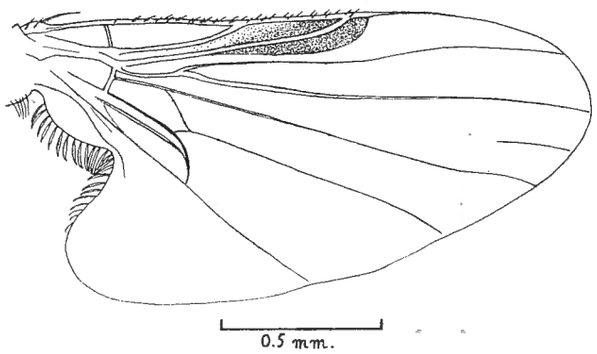


Fig. 1. — *Microsania Ghesquierei* n. sp.

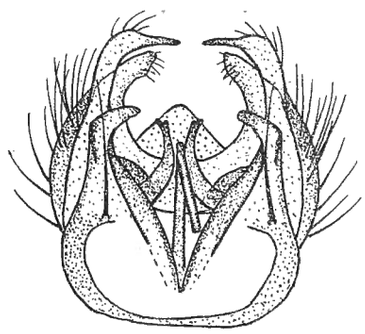


Fig. 2. — *Microsania Ghesquierei* n. sp. Hypopyge, vu par la face ventrale.

Type : un mâle provenant d'une série de huit individus capturés par M. J. Ghesquière à Eala, le 21.III. 1935, étiquetés : Mouches de fumée, n° 326.

Paratypes : une centaine de spécimens mâles et femelles — dont près de la moitié en alcool — recueillis à Eala et à Flandria du 4.III au 12.VIII.1935; certains lots portent les indications suivantes : capturés dans la fumée, n° 326 (4.III.1935); — au matin, posés sur des herbes fraîchement calcinées, n° 329 (5.III.1935); — capturés au bord de la Ruki, pendant un feu de détritus végétaux desséchés (28.VI.1935).

Comparé aux trois espèces européennes, *M. Ghesquierei* n. sp. s'en éloigne immédiatement par la forme de l'hypopyge. Il se différencie en outre du *M. stigmaticalis* Zetterstedt, par son aspect un peu plus robuste et surtout par sa teinte générale plus claire (pilosité abdominale, stigma, poils écailleux de la base de l'aile, pattes, etc.). L'absence d'éperon tibial aux pattes postérieures et la couleur de la pilosité à la base de l'abdomen ne permettent pas de le confondre avec le *M. stigmaticalis* Meigen. C'est avec *M. pallipes* Meigen que

M. Ghesquierei n. sp. paraît avoir — en l'absence de l'examen hypopygial — le plus de ressemblance; mais l'espèce congolaise a un aspect plus grêle, le corps est plus luisant et, sauf la soie humérable antérieure, qui est plus ou moins jaunâtre, la pilosité du thorax est entièrement noire. Quoi qu'il en soit, l'étude de l'organe génital du mâle reste encore le meilleur critère pour séparer les diverses espèces du genre *Microsania*.

BIBLIOGRAPHIE

COLLART (A.), 1933, Notes sur les *Microsania* de Belgique (Dipt. : *Clythiidae*). (*Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, IX, n° 40, pp. 1-17.)

— 1934, A propos des *Microsania* (Dipt. : *Clythiidae*). (*Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, LXXIV, pp. 377-384.)

EDWARDS (F. W.), 1934, *Microsania pectinipennis* MG. (Dipt. : *Platypezidae*) attracted to bonfire-smoke. (*Journ. Soc. Brit. Ent.*, I, pp. 31-32.)

MALLOCH (J. R.), 1935, The North American species of the Dipterous genus *Microsania*, ZETT. (*Stylops*, IV, pp. 65-66.)

MELANDER (A. L.), 1922, *Microsania*, a genus of the *Platypezidae*. (*Psyche*, XXIX, pp. 43-48.)

SÉVERIN (G.), 1921, Notes sur le *Microsania stigmaticalis* ZETT. (Dipt.) (*Bull. Soc. ent. Belg.*, III, pp. 178-179.)

ORGANOGENESE DES FOLLICULES SETIGERES CHEZ *EISENIA FOETIDA* SAV.

PAR

G. VANDEBROEK (Gand).

Au cours d'une étude de l'organogénèse des néphridies chez *Eisenia foetida* Sav., nous avons attiré l'attention sur le haut degré de détermination qui préside à la formation des saccules mésodermiques et des organes excréteurs. Nous verrons que le développemnte des follicules sétigères témoigne d'une détermination tout aussi rigoureuse.

Avant d'aborder cette étude, il est nécessaire de connaître la structure du follicule sétigère à l'état adulte.

LE FOLLICULE SETIGERE ADULTE

Chez *Eisenia foetida*, chaque segment porte huit soies, toutes situées dans un même plan transversal et groupées deux par deux. Deux groupes sont ventro-latéraux; les deux autres sont latéraux. Chaque follicule sétigère est composé d'une soie anhyste, enchâssée dans une gaine cellulaire (fig. 1). La soie (*s*), de structure fibreuse, présente la forme d'un F italique. Sa section est circulaire. Elle est légèrement renflée dans sa région médiane. Cette partie, appelée garde de la soie (*gs*), la divise en deux moitiés, dont l'une, basale, est adhérente à la gaine et engagée dans le corps de l'animal, tandis que l'autre, libre et pointue, fait saillie à l'extérieur. La gaine est formée par une assise cellulaire simple dans laquelle on reconnaît deux régions différentes. La plus externe (*e*) est composée de cellules cubiques recouvertes d'une cuticule (*c*) et présentant le même aspect que les cellules épidermiques (*ep*). Elle se colore cependant plus intensément que l'épiderme. Cette partie constitue l'entonnoir du follicule. Les cellules de la région interne sont, au contraire, aplaties et prennent une teinte plus claire que l'épiderme. Nous n'avons pu déceler leurs limites cellulaires. On peut subdiviser cette région en deux zones : la première, médiane (*zm*), s'étend de l'entonnoir au

point d'insertion des muscles rétracteurs; la seconde (*zb*) comprend toute la partie basale. Les cellules de la zone basale sont plus aplaties que celles de la zone médiane. Ces dernières ainsi que les éléments de l'entonnoir varient en épaisseur suivant l'état d'extension ou de rétraction de la soie.

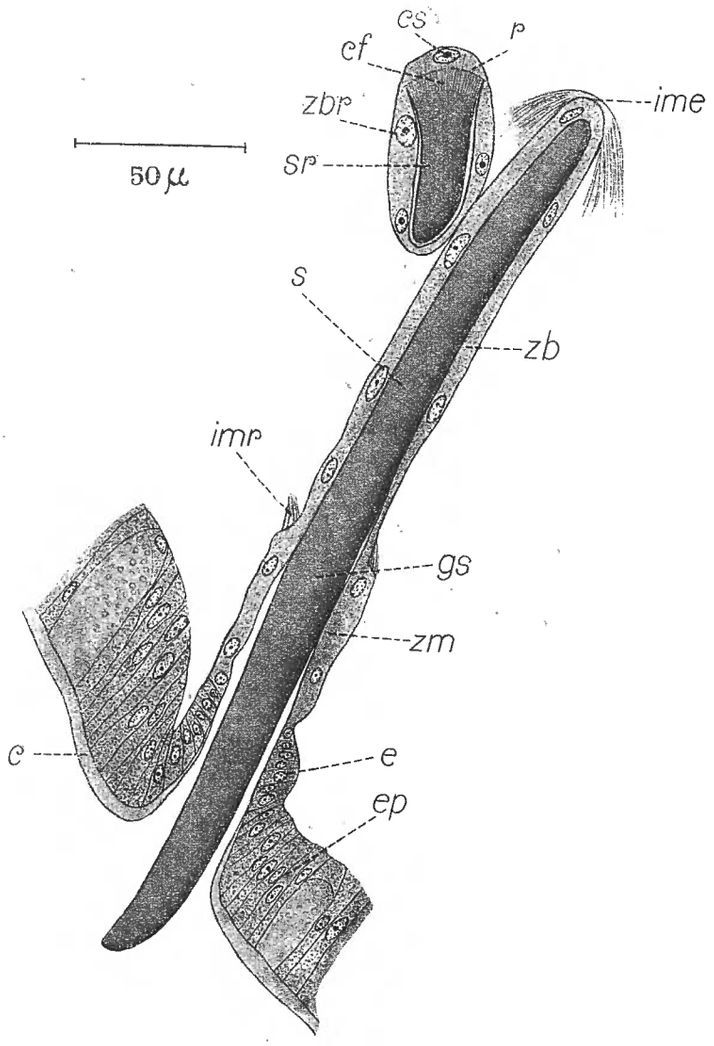


FIG. 1. — Follicule sétigère d'*Eisenia foetida* adulte.

c = cuticule.
cf = cône fibreux.
cs = cellule mère de la soie de remplacement.
e = entonnoir du follicule.
ep = épiderme.
gs = garde de la soie.
ime = insertion des muscles extenseurs.
imr = insertion des muscles rétracteurs.
r = rebord du cône.
s = soie.
sr = soie de remplacement.
zb = zone basale de la gaine.
zbr = zone basale de la gaine de la soie de remplacement.
zm = zone médiane de la gaine.

Le follicule sétigère est mû par deux groupes de muscles : les extenseurs et les rétracteurs. Les premiers s'insèrent, d'une part, au sommet interne du follicule (*ime*) et se continuent, d'autre part, dans la couche musculaire longitudinale. Le faisceau rétracteur s'insère à l'intersection des zones basale et médiane (*imr*). Il se joint à celui du follicule voisin. L'ensemble passe sous les muscles longitudinaux et se soude aux fibres musculaires rétractiles du second groupe de follicules situé du même côté. Les extenseurs font donc partie du système longitudinal, les rétracteurs, du système circulaire. Lorsque le ver se déplace, chaque somite passe alternativement par des phases d'allongement et de contraction dans le sens antéro-postérieur. Le premier mouvement est déterminé par la contraction des muscles circulaires. A ce moment le métamère progresse, la soie est rentrée. Le second mouvement résulte de la contraction des muscles longitudinaux. Les soies font saillie, le somite est immobile.

La soie est fréquemment remplacée par une nouvelle (*sr*). Celle-ci se forme au centre d'une masse cellulaire accolée à la région basale de la gaine. Les nucléoles de ces cellules sont plus grands que ceux du follicule attenant.

HISTORIQUE

Plusieurs anciens auteurs, parmi lesquels HATSCHEK (1878), ont cru à l'origine mésodermique du follicule sétigère. A l'heure actuelle cette interprétation est reconnue entièrement erronée.

VEJDOVSKY défend pour la première fois l'origine ectodermique du follicule sétigère en 1884. Pour lui, toute soie dérive d'une cellule unique. Il se base sur deux figures concernant, l'une, *Lumbricus variegatus* (pl. XII, fig. 26), l'autre, *Criodrilus lacuum* (pl. XIV, fig. 9). Cet ouvrage ne contient aucune démonstration. L'auteur signale la formation de nouvelles soies aux dépens d'une cellule unique chez *Dendrobaena rubida* (pl. XV, fig. 14) et *Lumbricus purpureus* (pl. XVI, fig. 28) à l'état adulte.

WILSON (1889) soutient également l'origine ectodermique du follicule sétigère, bien qu'il ne décrive pas sa formation. Les espèces étudiées sont *Lumbricus foetidus*, *L. terrestris* et *L. communis*.

Dans son travail sur le développement d'*Enchytroeides marioni*, ROULE (1889) ne donne aucune indication sur le mode d'apparition du follicule sétigère.

BERGH (1890, 1899) est le premier qui a étudié cette question en détail. Pour cet auteur, la première ébauche de cet organe est représentée, dans les embryons de *Lumbricus riparius* et *L. turgidus*, par une grande cellule de l'assise cubique ectodermique. Celle-ci émet un élément qui se loge dans la somatopleure et donne naissance à deux follicules voisins.

WILSON, ROULE et BERGH déclarent n'avoir jamais vu la cellule basale, formatrice de la soie, signalée par VEJDOVSKY.

D'après PENNERS (1923), la première ébauche du follicule sétigère est formée chez *Tubifex rivulorum* d'un groupe de 4 à 5 cellules ectodermiques qui s'enfoncent dans la cavité coelomique.

BOURNE (1894) a étudié le cas très particulier des *Mégascolécoïdes*. Toutes les soies d'un côté du corps dérivent d'une bande germinative ectodermique spéciale, qui fournit une seule ébauche primaire à chaque somite. Cette dernière se divise en un nombre

variable d'ébauches secondaires qui donnent naissance aux soies. Les figures trop schématiques données par l'auteur sont malheureusement peu démonstratives, notamment en ce qui concerne l'existence d'une bande germinative particulière.

En résumé, les seuls ouvrages importants, bien qu'incomplets, sont ceux de BERGH et BOURNE. La question méritait d'être reprise.

ORIGINE ET FORMATION DU FOLLICULE SETIGERE

Les différents stades de l'organogénèse des follicules sétigères se retrouvent dans les somites successifs d'un seul embryon d'environ 3 mm. de longueur. En dehors du plan de symétrie bilatérale, deux plans sagittaux principaux peuvent être distingués de chaque côté : l'un, interne, intéresse les ébauches des follicules sétigères ventro-latéraux et des néphridies; l'autre passe par les follicules latéraux en voie de formation. Dans une coupe sagittale menée par le plan latéral interne, on constate la disposition suivante au moment où le cordon néphridien se forme (fig. 3) : Vers l'avant, le plancher de la cavité coelomique est soulevé par le cordon néphridien (*co*) qui se termine au milieu du somite en s'enfonçant légèrement dans l'ectoderme. L'angle postéro-ventral du métamère est occupé par une grande cellule (*nb*), le néphridioblaste ou cellule mère de la néphridie du segment suivant. Entre cette dernière et le cordon il reste un petit espace où la somatopleure est en contact avec l'ectoderme. C'est l'endroit précis où l'ébauche commune à deux follicules sétigères va se développer. Grâce à cette disposition particulière, les stades les plus jeunes ont pu être retrouvés. L'étude de coupes transversales est nécessaire pour comprendre la formation de deux follicules aux dépens d'une seule ébauche. Les figures 2 à 19 ont été choisies dans les coupes sagittales; les figures 20 à 23 proviennent de coupes transversales.

A l'endroit signalé ci-dessus, on remarque d'abord une grande cellule ectodermique (fig. 2, *cef*). Dans la figure 3, cette cellule est en voie de division et a légèrement soulevé la basale ecto-mésodermique. Plus en avant (fig. 4), nous constatons la présence de deux éléments superposés. La cellule supérieure (*cif*) doit retenir notre attention. Elle subit une mitose dans la figure 5. Deux cellules sont engagées entre l'ectoderme et la somatopleure dans la figure 6. Dès ce stade, l'ensemble est nettement délimité par rapport aux autres éléments ectodermiques. Le nombre des cellules qui le composent augmente; on y trouve fréquemment des mitoses (fig. 7). La masse croît en volume et fait de plus en plus saillie dans la cavité coelomique. Dans la figure 8, l'ébauche est formée de trois cellules, dont deux sont placées côte à côte contre la somatopleure, tandis que la troisième s'étend longitudinalement le long de l'épiderme. Les cellules supérieures passent au nombre de trois dans les figures 9 et 10. Dans cette dernière, on compte deux éléments inférieurs.

Un stade quelque peu plus avancé est représenté en coupe transversale dans la figure 20. On y reconnaît une disposition analogue à celle de la figure 10. La cellule médiane (*cc*) du groupe supérieur s'est placée au-dessus de deux autres.

L'ébauche est formée à ce moment d'un groupe inférieur ou externe et d'un groupe supérieur ou basal, comprenant une cellule centrale entourée d'une couronne d'autres éléments.

A partir du stade suivant, les coupes transversales (fig. 21) montrent deux cellules centrales (*cs*). Elles se retrouvent, d'autre part, dans les coupes sagittales successives. Chaque cellule centrale devient cunéiforme. La partie angulaire est dirigée vers le bas. Le noyau est placé dorsalement. Un faisceau de filaments protoplasmiques, convergeant vers le pôle inférieur de la cellule, apparaît dans la figure 11. L'endroit où ceux-ci se touchent présente l'aspect d'une tache sombre. Cette image devient plus nette dans la suite (fig. 12). Les filaments prennent naissance le long de la limite interne de la cellule. Ils s'étendent tout autour du noyau. Ce dernier, généralement assez grand, devient ovalaire. Son grand axe est perpendiculaire à l'axe du faisceau (fig. 13, 14). La cellule cunéiforme grandit et s'élève au-dessus des éléments qui l'entourent.

Une ligne sombre apparaît à la base du faisceau dans la figure 12. Elle décrit une demi-circonférence dont le côté concave est dirigé vers le haut. En fait, c'est une calotte hémisphérique. Les filaments ne la dépassent pas. Les bords libres de la demi-circonférence s'allongent presque parallèlement (fig. 14, 15). La calotte hémisphérique se continue à présent dans un cône (*cf*) dont la base est dirigée vers le pôle interne de la cellule. La calotte constitue la pointe arrondie du cône. Celui-ci présente une striation longitudinale formée de lignes à peu près parallèles, se continuant au delà de sa base dans le faisceau de filaments protoplasmiques (fig. 13, 14, 15, 16, 22). Le cône possède une très fine gaine cuticulaire (*gc*). Il est entièrement entouré par un espace clair, sauf à la base, où il s'évase légèrement et possède un rebord (*r*) se présentant sous la forme d'une ligne sombre (fig. 17, 18). Tandis que le follicule, recouvert par le péritoine, pénètre de plus en plus profondément dans la cavité coelomique, le cône, croissant par sa base, s'enfonce entre les cellules du follicule et tend à rejoindre l'assise ectodermique cubique.

Un nouveau phénomène se remarque dans la suite. Une zone noire apparaît à la pointe du cône. D'abord réduite à quelques points noirs (fig. 14, 22), elle prend la forme d'une calotte (fig. 15), puis, s'étendant de plus en plus loin (fig. 16 et 17), finit par présenter le même aspect que la pointe d'une soie adulte (coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain). Cette zone noire est l'extrémité de la soie en formation. La zone striée diminue lorsque la soie a atteint une certaine longueur (fig. 23). Le mode de formation d'une soie de remplacement chez l'adulte est absolument le même (fig. 1).

Entretemps, le nombre de cellules formant le follicule sétigère s'accroît; la soie s'enfonce entre les cellules externes et atteint l'épithélium ectodermique (fig. 18). A ce stade, le groupe externe a refoulé la majeure partie de cet épithélium, qui est réduit à une épaisseur tout à fait minime. La soie le perce et débouche à l'extérieur (fig. 19).

La séparation des deux follicules issus d'une même ébauche est indiquée dans les figures **22** et **23**. Des cellules de la couronne s'infiltrent entre les deux soies et les écartent l'une de l'autre. Dans la suite, des éléments de la somatopleure se glissent à leur tour, isolant de cette façon les deux follicules.

Les faits décrits ci-dessus peuvent être interprétés comme suit : La grande cellule (*cef*) signalée dans la figure **2** émet par mitose l'élément initial de deux follicules sétigères voisins (*cif*). Celui-ci donne naissance à une masse de cellules comprenant un groupe externe et un groupe basal, composé lui-même d'une

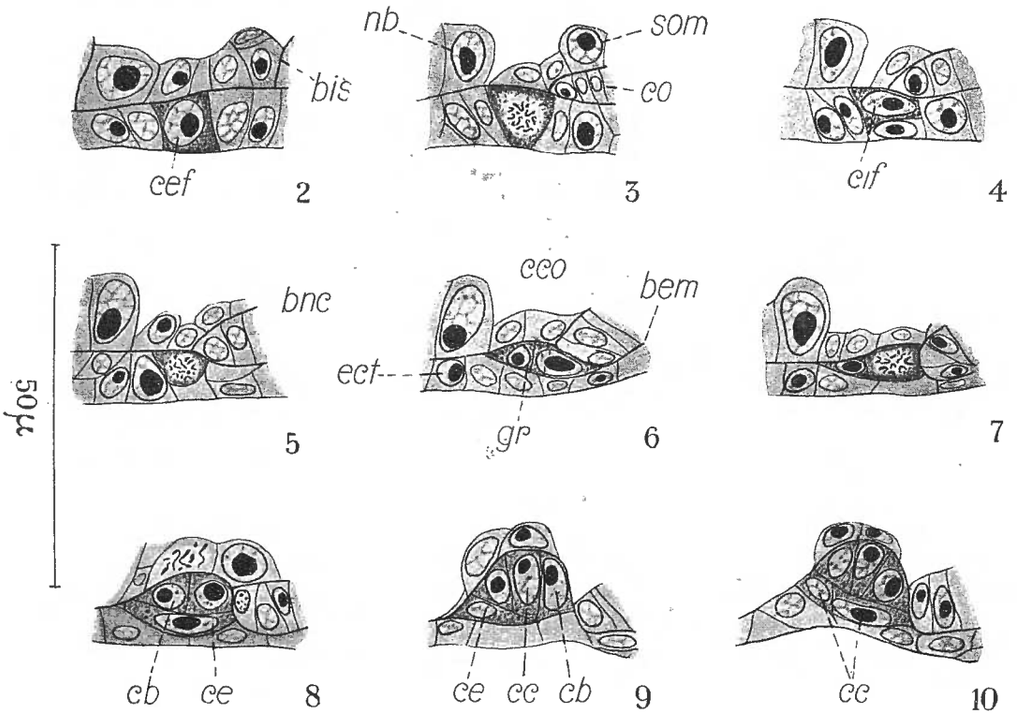


FIG. 2 à 10. — Stades successifs de l'organogénèse du follicule sétigère choisis dans des coupes sagittales.

bem = basale ecto-mésodermique.
bis = basale intersegmentaire.
bnc = basale néphridio-cœlothéliale.
cb = cellule du groupe basal.
cc = cellule centrale du groupe basal.
cco = cavité cœlomique.
ce = cellule du groupe externe.
cef = cellule de l'ectoblaste qui isolera *cif*.
cif = cellule mère de deux follicules sétigères voisins.
co = cordon néphridien non différencié.
ect = ectoblaste.
gr = groupe de cellules formant l'ébauche du follicule sétigère.
nb = néphridioblaste.
som = somatopleure.

(ERRATA : dans la figure 10, lire *ce* au lieu de *cc*.)

cellule centrale entourée d'une couronne d'autres éléments. La cellule centrale se divise et produit les deux cellules (*cs*) formatrices de soies. A partir de ce moment (fig. **21**), toutes les parties de chaque follicule sétigère adulte sont représentées. En effet, on y retrouve : 1° la cellule formatrice de la soie; 2° l'ébauche

de la zone basale de la gaine, c'est-à-dire le groupe basal; 3° celle de la zone médiane, c'est-à-dire le groupe externe; 4° l'ectoblaste, qui recouvre l'ensemble, donnera naissance à l'entonnoir du follicule. La comparaison des figures 1, 11, 19 et 21 témoigne du bien-fondé de cette interprétation.

En ce qui concerne la formation de la soie, nous voyons que la kératinisation

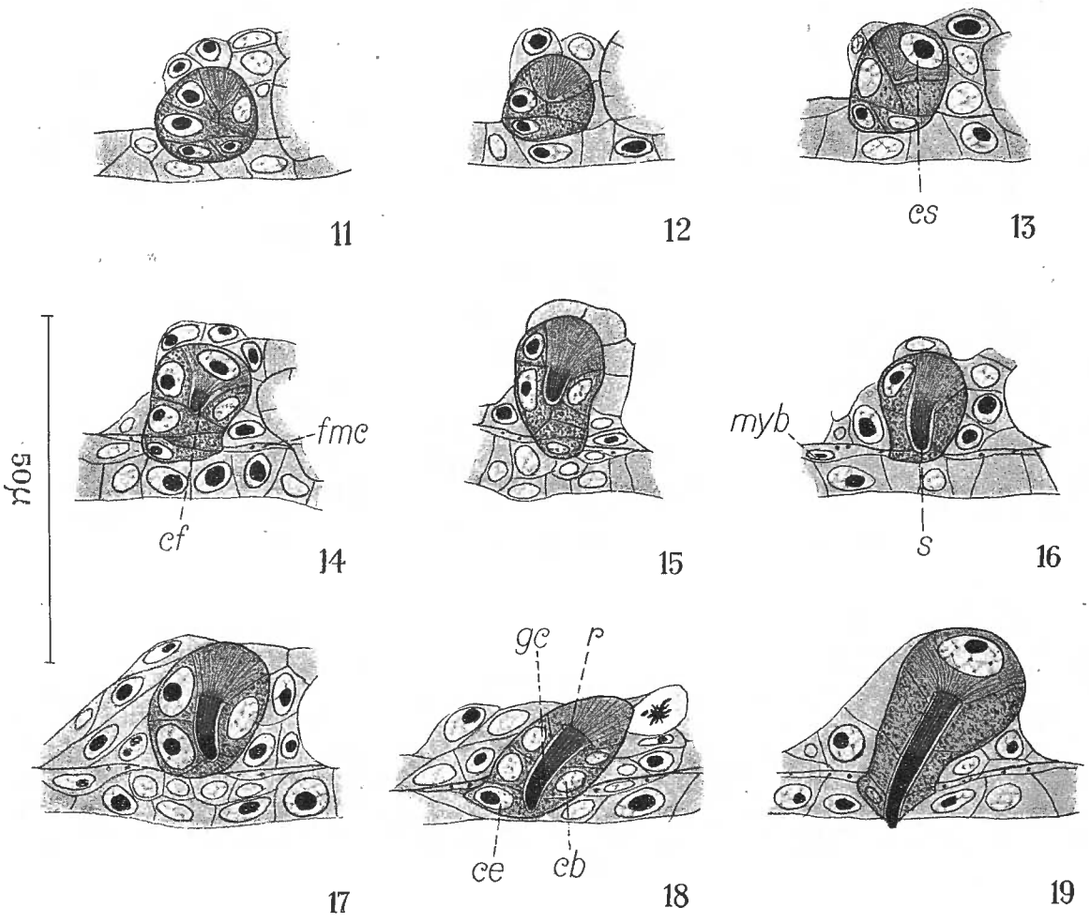


FIG. 11 à 19. — Stades successifs de l'organogénèse du follicule sétigère choisis dans des coupes sagittales (*suite*).

cf = cône fibreux.
cs = cellule formatrice de la soie.
fmc = fibre musculaire circulaire.
gc = gaine cuticulaire de la soie.
myb = myoblaste.
r = rebord du cône.
s = soie.

se produit en trois phases : 1° filaments protoplasmiques; 2° cône fibreux; 3° soie kératinisée. Au fur et à mesure de sa formation, la soie sort de la cellule qui lui donne naissance. Elle est entourée par une gaine cuticulaire, visible sous forme d'une ligne foncée au stade de cône fibreux. Vers la base, cette cuticule se

termine par un anneau foncé qui semble formé de substance intercellulaire et nous paraît comparable à une bandelette obturante.

Nous n'avons malheureusement pu déterminer aux dépens de quelle bande germinative ectodermique les follicules se forment. Il est certain que les bandes germinatives droite et gauche les plus médianes donnent naissance au système nerveux. Les autres bandes donnent l'épiblaste et par conséquent aussi les follicules sétigères. Le rôle de chacune d'elles en particulier nous est inconnu.

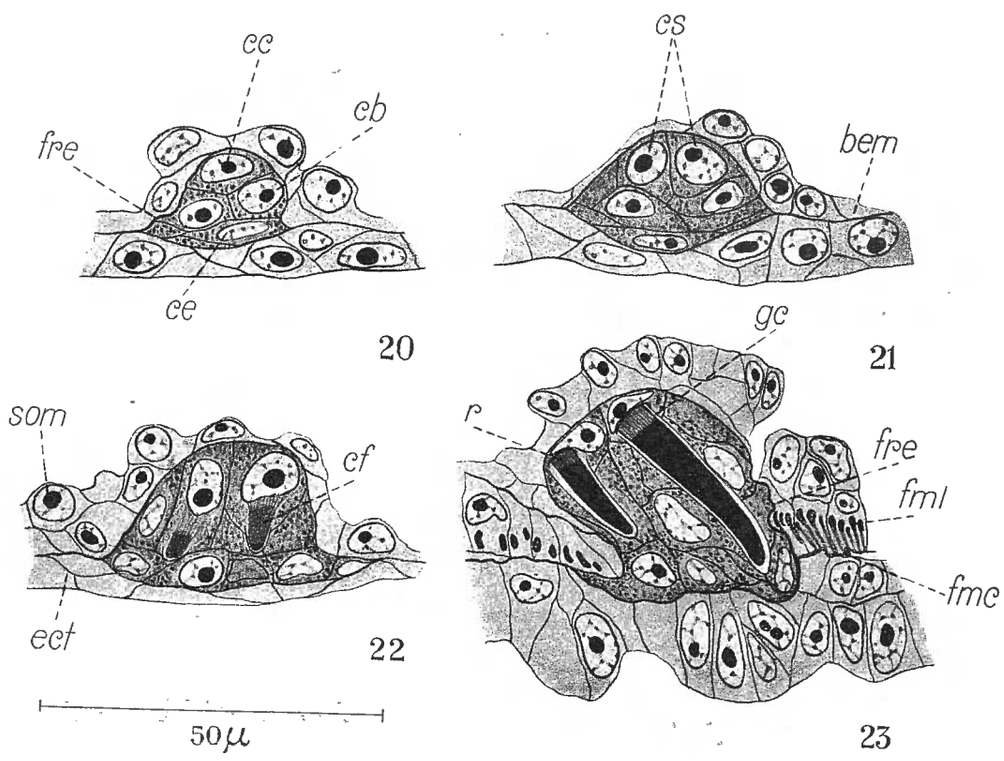


FIG. 20 à 23. — Quelques stades de l'organogénèse du follicule sétigère choisis dans des coupes transversales.

fmc = fibre musculaire circulaire.
fml = fibre musculaire longitudinale.
fre = fibre musculaire rétractrice ectodermique.
(Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes.)

Il nous reste à dire un mot au sujet des organes annexes des follicules sétigères : les muscles. Des coupes d'embryons plus évolués que ceux dont nous nous sommes occupés jusqu'à présent montrent que les muscles extenseurs se forment aux dépens des cellules coelothéliales qui recouvrent l'ébauche folliculaire et font partie de la couche musculaire longitudinale. Les muscles rétracteurs sont produits par des cellules coelothéliales qui recouvrent la couche longitudi-

nale dans l'espace compris entre les follicules latéraux et ventro-latéraux. Ils semblent être les vestiges d'une assise circulaire interne dont on retrouve de multiples traces chez l'embryon. Les deux groupes musculaires sont donc d'origine mésodermique. Les coupes transversales montrent cependant, dès de très jeunes stades (fig. 20, 22 et 23), la présence de fibres musculaires (*fre*) qui se continuent dans la couche circulaire externe et semblent faire partie du système extenseur. Ces fibres sont fort peu nombreuses, même dans les stades possédant déjà des muscles extenseurs mésodermiques développés. Elles sont peut-être un vestige de muscles extenseurs ectodermiques. Si l'on admet que les Oligochètes dérivent des Polychètes et que les muscles extenseurs des soies de ces derniers sont ectodermiques, ce remplacement doit être imputé au changement de mode de locomotion.

CONCLUSIONS

1. Deux follicules sétigères voisins se forment aux dépens d'une seule cellule ectoblastique.

2. Cette cellule donne naissance : 1° à un groupe de cellules basales qui produit la zone basale de la gaine sétigère adulte; 2° à un groupe externe qui produit la zone médiane de cette gaine.

3. La cellule médiane du groupe basal émet par mitose les deux cellules formatrices de soies.

4. L'entonnoir du follicule résulte d'une invagination ectodermique.

5. Les muscles extenseurs et rétracteurs sont d'origine mésodermique.

6. Le haut degré de détermination qui se manifeste dans le développement des saccules mésodermiques, des néphridies et des follicules sétigères semble montrer que le mode téloblastique régit toute l'ontogénèse des Oligochètes.

*
* *

Ce travail a été partiellement réalisé à l'Institut Van Beneden, à Liége. Que M. le Prof[r] Damas, qui nous a dirigé dans cette voie, veuille bien trouver ici l'hommage de notre profonde reconnaissance.

Laboratoire d'Embryologie et d'Histologie, Université de Gand.

BIBLIOGRAPHIE

Bergh, R. S., 1890, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. 1. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von *Lumbricus*. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, L, 469-526.)

— 1899, Nochmals über die Entwicklung des Segmentalorgane. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, LXVI, 434-449.)

Bourne, A., 1894, On certain Points in the Development and Anatomy of some Earthworms. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, XXXVI, 11-34.)

HATSCHEK, B., 1878, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, 22 pages.)

PENNERS, A., 1923, Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum* Lam. (*Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog.*, XLV, 251-308.)

ROULE, L., 1889, Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, VII, 106-442.)

VANDEBROEK, G., 1934, Organogénèse du système néphridien chez les Oligochètes et plus spécialement chez *Eisenia foetida* Sav. (*Rec. de l'Instit. zool. Torley-Rousseau*, V, 5-72.)

VEJDOVSKY, F., 1884, System und Morphologie der Oligochaeten, Prague.

WILSON, E. B., 1889, The embryologie of the Earthworm. (*Journ of Morph.*, III, 387-462.)

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA REPRODUCTION ASEXUEE DES PHYLACTOLEMATES

(Origine des bourgeons polypodiaux et des cystigènes statoblastiques)

PAR

Paul BRIEN (Bruxelles).

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION ... 570

I. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET HISTORIQUES ... 570

A. Le cystide ... 571
1. Cystide larvaire ... 571
2. Cystide statoblastique ... 573

B. Accroissement de la colonie d'un Bryozoaire ... 573
1. Gymnolémates ... 573
2. Phylactolémates ... 575
3. Formation du bourgeon polypodial. — Le massif embryonnaire ... 577
4. Origine du massif embryonnaire ... 580
5. Formation du funicule et des statoblastes ... 581

C. Loi d'apparition des Bourgeons ... 584

II. OBSERVATIONS PERSONNELLES ... 586

A. Formation du bourgeon adventif dans le cystide statoblastique (*Fredericella sultana*) ... 587

B. Formation du bourgeon de dédoublement et du 2e bourgeon adventif dans un cystide statoblastique (*Fredericella sultana*) ... 593

C. Formation du bourgeon de dédoublement et du bourgeon adventif chez *Plumatella fungosa* ... 595

D. Formation du funicule, des cystigènes et des statoblastes chez *Plumatella fungosa* ... 598

III. CONCLUSIONS GÉNÉRALES ... 610

A. Statoblastes et hibernacula. — Développement ontogénétique et blastogénétique ... 610

B. Germen et soma. — La réserve embryonnaire ... 612

C. La zone de bourgeonnement dans un cystide de Phylactolémate ... 616

D. Le Cystide et la loi d'apparition des bourgeons chez les Phylactolémates. 621

INTRODUCTION

Parmi les nombreux problèmes que pose la reproduction asexuée, celui de l'origine des éléments régénérateurs est primordial.

Les éléments régénérateurs, auxquels incombe la reconstitution du blastozoïde, proviennent-ils d'une réserve embryonnaire qui, dans un organisme, se sépare des somatocytes à partir du germe initial, pour former des bourgeons et, se transmettant ainsi de bourgeon en bourgeon, de génération en génération, assure la pérennité de l'espèce et la continuité de la vie? Ou bien les éléments régénérateurs sont-ils des somatocytes de l'individu-souche qui, après avoir participé à la constitution et au métabolisme de celui-ci, sont capables de reprendre leur état embryonnaire sous l'influence de conditions physiologiques particulières et de constituer ensuite le bourgeon?

Enfin, existe-t-il une origine commune pour les éléments régénérateurs intervenant dans la reproduction asexuée et les éléments du germen assurant la reproduction asexuée? Dans ce cas, la première hypothèse de la continuité de la réserve embryonnaire se superpose-t-elle à la théorie de la continuité de la lignée germinale et conséquemment aux conceptions de Weismann et Nussbaum de la dualité de l'organisme?

C'est dans le but de résoudre ces différentes questions que nous avons repris l'étude des éléments régénérateurs dans les bourgeons d'accroissement et les bourgeons de dissémination chez les Bryozoaires Phylactolémates, les *Plumatella fungosa* et les *Fredericella sultana*.

I. — CONSIDERATIONS GENERALES SUR LE BOURGEONNEMENT DES BRYOZOAIRES ET DES PHYLACTOLEMATES EN PARTICULIER

Les Bryozoaires ont été l'objet de nombreux et admirables travaux auxquels les traités généraux ont réservé l'importance qui leur convenait, notamment :

Le *Traité de Zoologie concrète*, de DELAGE et HEROUARD.

Lehrbuch der Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Thiere, de KORSCHELT et HEIDER (IV).

Le Précis de Zoologie, d'A. LAMEERE.

Bryozoa (*Biologie der Tiere Deutschlands*), d'E. MARCUS.

Il me paraît donc superflu de refaire un exposé historique concernant les recherches poursuivies jusqu'à présent au sujet du bourgeonnement chez les Bryozoaires. Je me limiterai à quelques considérations générales qui se dégagent de la littérature consacrée à l'étude de ce groupe et de mes observations, avant d'aborder l'objet même de mes recherches sur l'origine des éléments régénérateurs.

Chacun des zoïdes d'une colonie de Bryozoaires ectoproctes est formé d'une loge ou cystide, dans laquelle est suspendu le polypide. Sans entrer dans les détails propres à chaque groupe et à chaque espèce, le polypide est essentiellement représenté par l'anse digestive, le lophophore, le ganglion cérébroïde et, en outre, chez les Phylactolémates, par une paire d'organes néphridiens. Le cystide est une vésicule didermique, ectomésodermique. Sa paroi est formée extérieurement par un épithélium ectodermique de cellules hautes, vacuolisées, sécrétant une enveloppe chitineuse ou imprégnée de calcaire et tapissée sur la face interne par l'épithélium plat de la pariétopleure, dont chaque cellule porte, chez les Phylactolémates, un petit faisceau de flagelles. Entre l'ectoderme et la pariétopleure s'interposent deux couches musculaires : la couche externe, accolée à l'ectoderme, formée de fibres circulaires et d'origine ectodermique; la couche interne, revêtue par la pariétopleure, et dont les fibres sont longitudinales et d'origine mésodermique.

D'autre part, l'anse digestive du polypide est tapissée d'un feuillet mésodermique, la splanchnopleure. Le polypide est donc entouré dans le cystide par une vaste cavité générale cœlomique. Du fond de l'anse digestive part un tractus mésodermique, le funicule, vers la paroi cystidiale, se continuant à son extrémité proximale par la splanchnopleure, et à son point d'attache distal, par la pariétopleure. Le funicule décrit à travers la cavité générale une courbe dont la concavité est orientée vers la région orale du polypide.

Le cystide présente un plan sagittal de symétrie bilatérale passant par la bouche, l'anus et le ganglion cérébroïde, l'anse digestive et le point d'attache funiculaire à la paroi cystidiale. Ce plan sagittal permet de déterminer et de dénommer conventionnellement une paroi ventrale du cystide et une paroi dorsale. La paroi ventrale correspond à la bouche du polypide; la paroi dorsale, à l'orifice anal et au ganglion cérébroïde.

A. — Le cystide.

Le cystide est l'unité morphologique fondamentale et initiale d'une colonie de Bryozoaires, car tout polypide provient du bourgeonnement de la paroi cystidiale du cystide correspondant.

En effet, l'élément formateur d'une colonie de Bryozoaires est un cystide, cystide larvaire ou cystide statoblastique dans le cas des Phylactolémates.

1. CYSTIDE LARVAIRE

Quelle que soit la structure de la larve trocosphérale des Gymnolémates, cyphonaute complète des formes ovipares, ou larve simplifiée dans les espèces vivipares, cette larve libre ne peut constituer la colonie qu'après s'être fixée et métamorphosée.

La métamorphose consiste essentiellement dans la disparition de toute la structure trocosphérale larvaire propre à la vie libre : organes externes (les paratroques) et organes internes (tube digestif et organes sensoriels), qui s'histolysent et sont phagocytés.

La fixation étant réalisée, la larve des Gymnolémates n'est plus qu'un sac didermique cystidial (ectomésodermique) dont la cavité est occupée par les débris cellulaires en histolyse et par les cellules mésodermiques.

Au moment où commence la métamorphose de la larve, la paroi cystidiale s'épaissit en une région apicale, s'invagine dans la cavité centrale et forme une vésicule qui, revêtue d'un feuillet mésodermique, devient l'ébauche didermique du premier polypide. Ainsi le premier polypide est un blastozoïde issu du cystide larvaire résultant de la métamorphose de la larve après sa fixation.

Korschelt et Heider (15), cependant, considèrent ce polype non comme un blastozoïde, mais comme un oozoïde, dû à une transformation de la larve lors de la métamorphose, comme l'imago des insectes et comme l'Ascidie adulte provenant de leur larve respective, après métamorphose. A notre avis, la formation du polypide ne peut se comparer au développement embryonnaire au cours d'une métamorphose. Le polypide du cystide larvaire est un blastozoïde à la façon des blastozoïdes larvaires du Pyrosome.

Si l'on accepte l'opinion de Korschelt et Heider, il faut abandonner la notion classique du bourgeonnement chez les Bryozoaires. La multiplication des zoïdes de la colonie ne serait qu'un phénomène de croissance comme la multiplication des métamères dans un métazoaire cœlomate. En effet, l'origine de la vésicule didermique, ébauche du polypide, aux dépens de la paroi cystidiale larvaire, se fait selon des processus identiques à ceux de la formation des polypides dans tout cystide de la colonie.

Les Phylactolémates sont vivipares; l'embryon se développe dans une poche incubatrice, l'œcie. Après une ébauche endodermique provisoire, la cavité blastocœlienne s'oblitère par un massif mésodermique formé par une prolifération se produisant en deux points latéraux du pôle végétatif de l'embryon. Ce massif mésodermique se creuse, si bien que la larve, indépendamment de ses particularités structurales en rapport avec sa vie larvaire, est essentiellement un cystide ectomésodermique, dont la cavité centrale est une cavité générale cœlomique.

D'après les observations de Kraepelin (16) et surtout de Braem (4-8), la larve encore attachée à la mère, et même avant son adhérence placentaire à la paroi de l'œcie, bourgeonne des polypides au pôle apical opposé à celui par lequel se fera la fixation de la larve lorsque celle-ci aura quitté la colonie-souche. Or, les polypides, au nombre de deux ou davantage (Cristatella), se forment aux dépens d'une vésicule didermique, issue de la paroi cystidiale, selon des processus essentiellement identiques à ceux par lesquels tout polypide se constitue dans la colonie.

2. CYSTIDE STATOBLASTIQUE

Les Phylactolémates de nos régions, mourant au début de la mauvaise saison, ne se maintiennent d'année en année que grâce aux statoblastes. Les statoblastes ont donc, pour la vie et la propagation des Phylactolémates, une importance plus grande que les larves.

Ces statoblastes des Phylactolémates se forment dans le tube mésodermique funiculaire. Laissant de côté en ce moment les détails de leur formation, en nous basant sur les observations, les descriptions et les dessins que nous ont laissés les auteurs, notamment Braem (4-8) et V. Buddenbrock (25), le statoblaste des Phylactolémates est un cystide, tout comme l'hibernacula des *Paludicella* décrit par Davenport (11) et Braem (4-8). Mais ce cystide, au lieu de se constituer à la façon d'un cystide ordinaire et comme l'hibernacula d'une *Paludicella*, c'est-à-dire comme une expansion de la paroi cystidiale d'un cystide-souche, se forme indépendamment de cette paroi, dans le funicule. En plus de la coque bivalve de chitine qui l'entoure et le protège, il est constitué par un épiderme d'une seule couche de cellules cubiques entourant une cavité centrale virtuelle, oblitérée par d'énormes cellules remplies d'inclusions dentoplasmiques et représentant le mésoderme.

Le statoblaste n'est donc pas un bourgeon polypodial, mais un cystide hivernant capable de vie latente et d'où sortiront les zoïdes du printemps suivant. En effet, lors de son développement, ainsi que l'a remarquablement décrit Braem, ce cystide statoblastique bourgeonne comme le fait le cystide larvaire, un ou deux polypides initiaux. Nous reprendrons ultérieuremnt ce processus; relevons simplement le fait qu'en une région apicale de ce cystide statoblastique, l'épiderme s'épaissit, s'invagine en une vésicule close restant attachée à la paroi épidermique et revêtue d'un feuillet mésodermique, exactement comme naît tout polypide dans le cystide d'une colonie.

On ne peut donc confondre le bourgeonnement des polypides et la formation des statoblastes. Le bourgeonnement est essentiellement le résultat de l'activité de la paroi didermique cystidiale. Le statoblaste est une formation particulière du funicule: c'est un cystide indépendant, hivernant, deutoplasmique.

Conclusion. — Tous les cystides d'une colonie de Bryozoaires se forment par croissance, dilatation et multiplication d'un cystide larvaire ou statoblastique, fondateur et initial, et tous les polypides, sans aucune exception, naissent par bourgeonnement de la paroi didermique des cystides quels qu'ils soient.

B. — Accroissement de la colonie d'un Bryozoaire.

1. GYMNOLEMATES

Conformément aux conclusions que nous tirons du chapitre précédent, la multiplication des zoïdes est d'abord une multiplication de cystides. Ce sont les cystides qui doivent s'édifier en premier lieu, puisque les polypides dérivent du

bourgeonnement de leur paroi. Il en est ainsi pour les Gymnolémates. C'est ce que montrent notamment les *Paludicella*, comme DAVENPORT (11) et BRAEM (8) l'ont décrit et ainsi que le représentent les figures ci-jointes, montrant deux stades de l'allongement du rameau (fig. 1). Le cystide adulte (fig. 1, A) a émis en sa région apico-anale une digitation prolongeant sa cavité générale. Après avoir

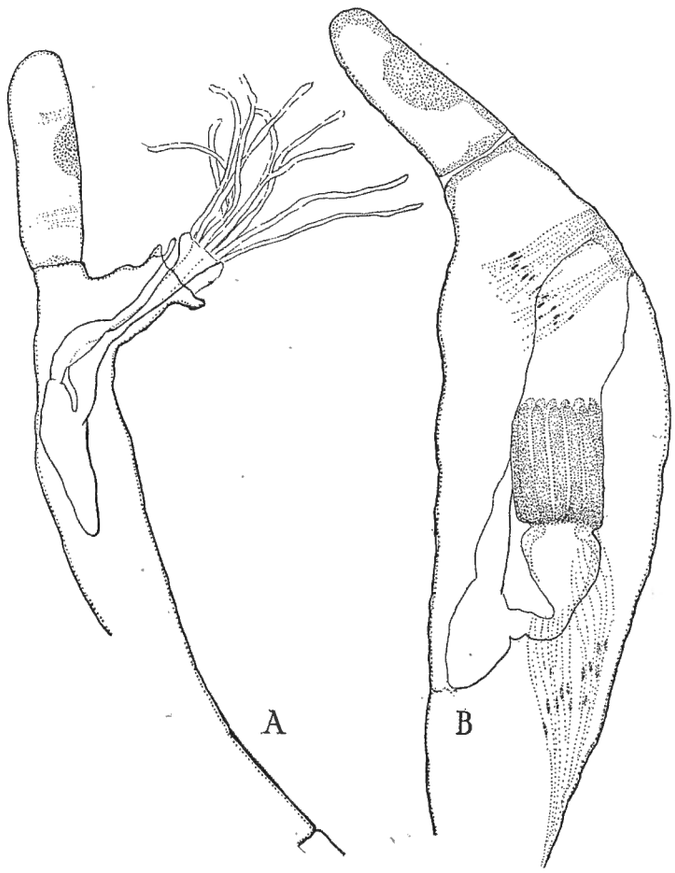


FIG. 1. — A) Cystide adulte de *Paludicella*, présentant un jeune cystide isolé et bourgeonnant son polypide. — B) Accroissement du jeune cystide de la figure précédente. Le bourgeon polypodial est devenu un polypide sur le point de s'épanouir. Formation à la région apico-dorsale d'un jeune cystide, déjà isolé et muni de son bourgeon polypodial.

acquis une certaine taille, cette digitation s'individualise complètement et se sépare du cystide-souche par un diaphragme septal. La digitation apico-anale ainsi formée et isolée est un nouveau cystide; sur sa face ventrale on voit apparaître le bourgeon du polypide. La figure 1, B représente ce bourgeon, devenu un jeune polypide prêt à sortir de son cystide considérablement accru. Mais ce cystide nouveau, avant que le polypide ne soit fonctionnel, a émis à son tour en

sa région apico-anale une petite digitation, l'ébauche d'un troisième cystide présentant déjà son individualisation et portant sur la face ventrale dans la région subapicale le bourgeon du troisième polypide.

Le développement de l'hibernacula tel que le décrit BRAEM (8) et ainsi que nous avons pu le suivre au laboratoire se poursuit de la même façon.

Pendant que dans le cystide hivernant s'organise le polypide correspondant, les deux valves de l'enveloppe s'ouvrent comme les valves d'une gousse de pois et ce cystide en croissance se prolonge immédiatement par une digitation apico-anale, ébauche du deuxième cystide. Ce deuxième cystide présente sur sa face ventrale, dans la région subapicale, le début de la prolifération du bourgeon polypodial, avant même que le nouveau cystide bourgeonnant ne soit séparé du cystide souche (fig. 4, Tafel XIV, BRAEM (8) 1914).

De toute façon, chez le Gymnolémate, le polypide est une formation du cystide et il faut que celui-ci ait acquis son individualisation pour que le bourgeon polypodial apparaisse.

Il en est ainsi également chez *Bugula* (SEELIGER 1890), *Alcyonidium* (RÖMER 1906, FAULKNER 1933) et les Stoloniférines, telles que les *Bowerbankia*, où le cystide en formation, s'allongeant en une longue digitation creuse, didermique, du cystide-souche, présente cette particularité d'offrir sur sa paroi une double ou triple rangée de bourgeons plus ou moins placés en quinconce. Ces rangées de bourgeons s'étendent vers la région apicale en croissance selon une courbe légèrement hélicoïdale. Chaque bourgeon, au lieu de pendre dans la cavité cystidiale, se loge dans une hernie extérieure de celle-ci. Chaque hernie devient un cystide propre à chaque polypide, si bien que le cystide formateur et bourgeonnant n'est occupé par aucun polypide, mais devient une sorte de stolon portant le bouquet de cystides secondaires disposés hélicoïdalement. Tous ces zoïdes sont réunis par un funicule commun et ramifié qui traverse les diaphragmes septaux des loges cystidiales.

En résumé, la colonie n'est donc que l'accroissement de la région apico-anale du cystide initial. L'accroissement se fait par individualisation successive en cavités cystidiales, qui donnent ensuite, par bourgeonnement de leur paroi, un ou plusieurs polypides.

2. PHYLACTOLEMATES

Chez les Phylactolémates il n'en est pas ainsi : dans la croissance de la colonie, la formation des polypides devance celle des cystides correspondants. Le bourgeon polypodial apparaît, en effet, sur la paroi du cystide-souche, et ce n'est qu'à un stade avancé qu'il se trouve logé dans un cystide propre formé par accroissement et dilatation de la paroi cystidiale initiale. Cette distinction entre les Gymnolémates et les Phylactolémates avait été nettement signalée par NITSCHE (21) et reconnue par les auteurs qui l'ont suivi.

Les Phylactolémates suivent cependant la règle générale pour le cystide initial larvaire ou statoblastique. Ils s'en écartent au cours de la croissance de la colonie par une exagération et une accélération du pouvoir de bourgeonnement, accélération et exagération que nous rencontrons d'ailleurs chez certains Gymnolémates Cténostomes : les Stoloniforines, par exemple.

Outre des spécialisations morphologiques, pour lesquelles je renvoie à l'excellente étude histologique faite par Ern. Marcus (19), les Phylactolémates se distinguent donc par une intensité du bourgeonnement telle que les bourgeons apparaissent dans le cystide-souche avant que les digitations cystidiales se soient formées. Il en résulte que la définition de l'individualité cystidiale, que nous avons brièvement rappelée précédemment, ne convient pas tout à fait aux Phylactolémates.

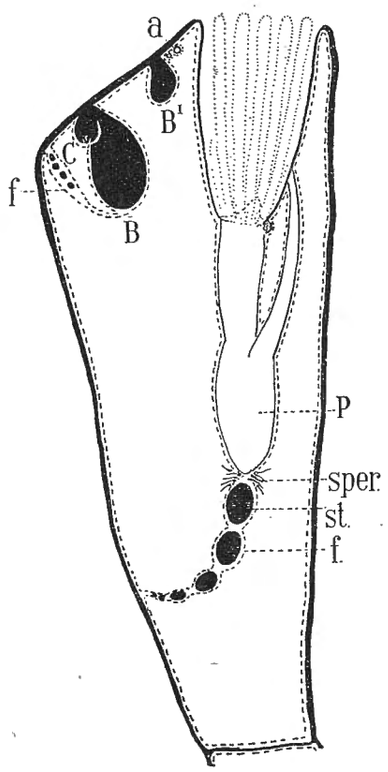


Fig. 2. — Schéma d'un cystide adulte de *Fredericella* montrant le polypide rétracté (*P*); le funicule contenant les statoblastes (*st.*) et les spermatozoïdes (*sper.*) et la position des bourgeons polypodiaux ; *B* avec son funicule et son bourgeon de dédoublement *C*, du bourgeon adventif *B*1 et des œufs *a*.

Le cystide du Phylactolémate possède, en effet, en plus de son polypide, des bourgeons polypodiaux.

L'attention des zoologistes a été frappée par l'importance de ce bourgeonnement polypodial, si bien que l'accroissement de la colonie des Phylactolémates a été décrite en fonction de la loi d'apparition des bourgeons polypodiaux. Or, chez les Phylactolémates, l'exagération du bourgeonnement s'accentue d'un genre à un autre; il en résulte que si les observations sont faites sur les Phylactolémates très évolués, comme les *Cristatella*, l'interprétation du bourgeonnement peut être faussée par des phénomènes secondaires.

On peut représenter d'une façon simple les étapes de l'évolution chez les Phylactolémates, par trois genres :

1° Les *Fredericella*, où le lophophore est encore circulaire à l'état adulte, quoique nettement en fer à cheval lors de sa formation embryonnaire, et où les cystides sont séparés par des diaphragmes septaux.

2° Les *Plumatella*, où le lophophore est en fer à cheval à l'état adulte et où les cystides bien individualisés communiquent largement les uns avec les autres.

3° Les *Cristatella*, où le lophophore en fer à cheval est le plus développé et où les cystides sont confluents de façon que les polypides sont suspendus dans une vaste cavité commune.

Le bourgeonnement s'exagère progressivement des *Fredericella* aux *Cristatella*. C'est pourquoi nous nous servirons des *Fredericella* pour définir et comprendre le cystide du Phylactolémate et son mode de bourgeonnement, au cours du développement du statoblaste ou dans une colonie adulte.

Le cystide du Phylactolémate présente, outre le polypide (A) principal et fonctionnel propre à ce cystide, trois bourgeons polypodiaux (fig. 4), un bourgeon avancé, le premier bourgeon (B), un bourgeon de dédoublement (C), formé au point d'attache (le collet) de B, et un bourgeon adventif (B′) situé en deçà de B, vers la région orale, et né directement de la paroi cystidiale (fig. 2).

Ces trois bourgeons, ainsi que l'ont signalé tous les auteurs, apparaissent dans une région bien déterminée de la paroi ventrale du cystide à une certaine distance de la région orale. Ainsi qu'il sera dit plus loin, et comme Braem l'a bien fait remarquer, les trois bourgeons ne sont pas nécessairement dans le même plan sagittal; le bourgeon adventif B′ et le bourgeon de dédoublement C sont légèrement déplacés à gauche ou à droite par rapport au plan passant par B. Ceci est un détail sur lequel nous n'insisterons pas.

Ces trois bourgeons polypodiaux ainsi définis, nous pouvons envisager leur formation. Elle est beaucoup mieux connue que celle des bourgeons des Gymnolémates, mais son interprétation a donné lieu à des conceptions générales qu'il importe d'analyser de plus près pour résoudre le problème de l'origine des éléments régénérateurs.

3. FORMATION DU BOURGEON POLYPODIAL. LE MASSIF EMBRYONNAIRE

Tous les auteurs sont d'accord pour reconnaître que les bourgeons polypodiaux, à un moment de leur développement, passent par un stade de vésicule didermique.

Metchnikoff (20), Nitsche (21), Kafka (14) Seeliger (24), mais surtout Kraepelin (16) ont considéré les bourgeons polypodiaux formés par une invagination plus ou moins nette de la double paroi cystidiale au point de bourgeonnement. Cette invagination, typique chez les *Fredericella* et les *Plumatella*, se présenterait, selon Kraepelin, sous la forme d'une délamination chez les *Cristatella* et les *Pectinatella*.

C'est-à-dire que le bourgeon est un sac didermique dont le feuillet interne est d'origine ectodermique et cependant destiné à former tous les organes du nouveau polypide, en particulier l'anse digestive, tandis que le feuillet externe est mésodermique, d'origine pariétopleurale, et ne constituera que le revêtement mésodermique du nouveau zoïde : splanchnopleure et la pariétopleure.

A cette interprétation de la formation du bourgeon polypodial par « Einstulpung » ou « Absfaltung » de Kraepelin, Hatschek (13), Davenport (11), Braem

(4-7) ont opposé des observations plus précises, selon lesquelles la première ébauche du bourgeon est massive, quoique didermique. Elle est constituée d'un amas cellulaire interne de cellules essentiellement régénératrices, amas revêtu du feuillet pariétopleural.

Le massif interne se creuse d'une cavité limitée par un feuillet interne, cavité qui s'ouvre par la suite à l'extérieur et prend l'aspect que les auteurs précédents avaient interprété comme étant une invagination. Le massif interne qui donnera le feuillet interne de la vésicule didermique proviendrait d'un amas embryonnaire situé à la base de l'ectoderme à l'endroit de la zone de prolifération.

C'est Braem (4) qui a surtout développé cette idée; la conception de la réserve embryonnaire de Braem (4) découle des observations sur *Cristatella*, genre correspondant au stade le plus évolué des Phylactolémates (1890). Elle fut reprise en fait dans ses quatre longs mémoires (4-7) et étendue par conséquent aux *Fredericella* et aux *Plumatella*. Si les travaux de Braem sont remarquables par l'abondance et l'importance des faits observés et l'illustration admirable qui les accompagne, ses interprétations, par contre, sont confuses, embrouillées, d'une terminologie inutilement compliquée dans un texte long et souvent obscur. Il est difficile de les condenser en un exposé clair et net. Je m'y efforcerai cependant. La conception du bourgeonnement selon Braem est basée sur la notion du *Doppelknospe*, c'est-à-dire du bourgeon de dédoublement. Selon cet auteur, le *Doppelknospe* est la forme typique et caractéristique du bourgeonnement des Phylactolémates.

C'est Nitsche (21) qui avait signalé le *Doppelknospe*, page 132 : « In sehr vielen Fällen nicht ein, sondern zwei Polypiden gehen aus derselben Knospenanlage her. » Braem en a fait le point de départ de toute son interprétation :

a) Un bourgeon avancé chez les *Cristatella* se présente sous la forme d'une vésicule didermique non encore ouverte à l'extérieur et ayant la forme d'une cornue. Son revêtement périphérique se continue avec la pariétopleure du cystide. Le feuillet interne est en contact avec l'ectoderme, mais par l'intermédiaire d'un massif de cellules embryonnaires qui, dans la région du collet, s'étend sous l'ectoderme formé de cellules hautes et vacuolées. Ce sont ces cellules embryonnaires qui, en proliférant, ont refoulé la pariétopleure pour former l'ébauche du bourgeon, massive d'abord, creuse ensuite. Le feuillet interne du bourgeon est donc issu du massif embryonnaire situé au collet du bourgeon et à la base de l'ectoderme. Mais le massif embryonnaire sous-ectodermique n'a pas été épuisé par la formation du feuillet interne du bourgeon B (fig. 3, A).

b) En effet, les cellules embryonnaires du collet du bourgeon B prolifèrent et forment un petit massif qui refoule le feuillet périphérique pariétopleural de la région du collet et constituent ainsi l'ébauche du bourgeon de dédoublement (C). C'est ce que nous montrent les fig. 75 à 77, pl. VI et fig. 89-90, pl. VII — Braem (1890), et que schématise la fig. 3, A. Ce bourgeon de dédoublement va se creuser

et devenir également didermique, puis il s'écartera latéro-ventralement pour devenir indépendant de sa souche. Mais il en résulte que le feuillet interne régénérateur du bourgeon de dédoublement provient d'une portion du massif embryonnaire du collet du bourgeon-souche B. Avant de se séparer de B, C pourra lui-même émettre un bourgeon de dédoublement D qui l'accompagnera lors de son déplacement ventral, mais qui s'en séparera par la suite, non sans avoir à son tour produit un bourgeon de dédoublement. Ainsi, par le procédé du *Doppelknospe*, le matériel embryonnaire de la région du collet du bourgeon-souche va se propager de bourgeon en bourgeon, de génération en génération, constituant toute la colonie, d'autant plus qu'une partie du massif embryonnaire du collet de chaque bourgeon, quel qu'il soit, intervient dans la formation de la paroi cystidiale du cystide, dont le bourgeon envisagé sera le polypide principal.

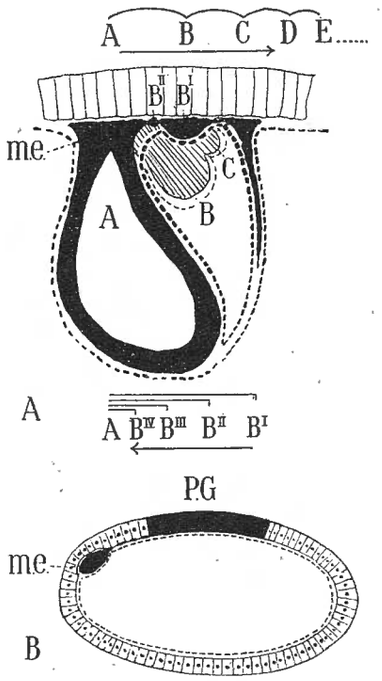


FIG. 3. — Schémas destinés à résumer la théorie de la continuité de la masse embryonnaire chez *Cristatella*, d'après BRAEM (fig. 89-90, Taf. VII, 1890, et fig. VI et VII, Pg 60, 1912).

A) Bourgeon avancé *A*, dont le feuillet interne provient de la masse embryonnaire sous-ectodermique (*m.e.*) ; les bourgeons de dédoublement *B* et *C*, qui se forment aux dépens de la masse embryonnaire et dans le sens centrifuge ; les bourgeons adventifs *BI*, *BII*, qui se constituent par ségrégation de la masse embryonnaire et dans le sens centripète.

B) Origine de la masse embryonnaire (*m.e.*) dans le statoblaste, par séparation de la plaque germinative (*P.G.*), qui donne le premier polypide.

c) Revenons au bourgeon B, duquel nous sommes partis. Le massif embryonnaire sous-ectodermique qui a donné B, le bourgeon de dédoublement C et qui édifiera la paroi cystidiale n'est pas épuisé. Une troisième portion se détache du collet, glisse à la base de l'ectoderme rattachée pendant un certain temps par un cordon de cellules embryonnaires, puis définitivement indépendante. C'est ce que montrent les figures 79, 80, 81, 89-90, pl. IV et V, 1890, BRAEM (4) et le schéma de la figure 3, A.

Ce massif ainsi détaché du collet prolifère à la base de l'ectoderme et, refoulant bientôt la pariétopleure adjacente, devient l'ébauche didermique massive d'abord, creuse ensuite du bourgeon adventif B'. Ainsi, d'après BRAEM, l'*Adventivknospe* est une sorte de bourgeon de dédoublement accéléré dont les éléments formateurs se sont détachés précocement du massif initial de B.

EN CONCLUSION : les trois bourgeons envisagés typiquement dans un cystide adulte de Phylactolémates proviennent du bourgeon B, soit par *Doppelknospe* d'une part, ou par un *Doppelknospe* accéléré, l'*Adventivknospe*. Les éléments régénérateurs et formateurs de ces trois bourgeons dérivent d'un même massif embryonnaire.

La réserve embryonnaire emportée par chaque bourgeon agira de la même façon que celle de B lorsque le bourgeon s'écartera. Et ainsi le massif embryonnaire se propage de bourgeon en bourgeon et édifie toute la colonie. Une remarque est à faire cependant : BRAEM étend sa conception à *Plumatella* et à *Fredericella*, mais il n'en décrit pas le processus, et aucune figure n'en donne une représentation adéquate. Notamment, dans la fig. 104 (BRAEM (4) 1890), destinée à montrer la formation du bourgeon adventif chez *Plumatella*, on ne voit point le phénomène de ségrégation du massif embryonnaire que BRAEM décrit chez *Cristatella*, lors de la naissance de l'ébauche du bourgeon adventif.

4. ORIGINE DU MASSIF EMBRYONNAIRE

Mais en acceptant ainsi l'interprétation générale de BRAEM, il reste à savoir d'où vient le massif embryonnaires sous-ectodermique.

Selon BRAEM (4-7), le massif embryonnaire proviendrait de la larve et du statoblaste fondateur de la colonie. BRAEM ne fournit aucune précision pour ce qui concerne l'origine du massif embryonnaire dans la larve. Il se borne à l'affirmer. Il est plus explicite au sujet du statoblaste, en se basant sur ses belles observations relatives à la formation du premier polypide dans le statoblaste, notamment chez *Cristatella* et *Pectinatella*. Le premier polypide provient essentiellement d'une région déterminée du feuillet épidermique du cystide statoblastique de la région apicale, que BRAEM (43) appelle la plaque germinative. Les cellules, plus hautes, y sont à l'état embryonnaire. Cette plaque germinative s'infléchit et s'enfonce vers la cavité statoblastique, tout en se revêtant d'un feuillet mésodermique (fig. 3, B).

Cette invagination de la plaque germinative entraîne ainsi la formation d'une vésicule didermique (ecto-mésodermique), ébauche du premier polypide et rattachée en son collet à la paroi apicale du cystide statoblastique.

Mais une portion de la plaque germinative se détache sous forme de massif embryonnaire et, glissant à la base de l'ectoderme, vient se placer ventralement à une certaine distance du collet du premier polypide.

Les fig. 86, 87, 88, 88*a*, 1890, BRAEM (4), schématisées dans la fig. 3, B, représentent ce massif de cellules embryonnaires sous-ectodermique dans le cystide statoblastique. Il est destiné à former les bourgeons polypodiaux, comme il fut décrit précédemment dans un cystide normal (c'est-à-dire B, C et B′). Ce massif embryonnaire sous-ectodermique se serait donc isolé de la plaque germinative à la façon d'un *Adventivknospe*, c'est-à-dire par un procédé de *Doppelknospe* accéléré. D'ailleurs, BRAEM (7) montre que dans un statoblaste de *Pectinatella* la séparation du massif embryonnaire est plus rapide, le premier bourgeon du cystide statoblastique étant plus rapproché du collet du premier polypide et se formant vraiment comme un *Doppelknospe*.

Ainsi, le premier massif embryonnaire s'isole de la plaque germinative stato-

blastique. Cependant, les fig. 86, 87, 88, 88*a*, 1890, BRAEM (4), qui nous montrent ce massif embryonnaire, ébauche du premier bourgeon et souche de toute la colonie, ne nous révèlent pas le processus de la segrégation d'avec la plaque germinative, ni celui de son cheminement sous l'ectoderme. Ces deux processus sont purement et simplement affirmés par BRAEM.

Si nous acceptons encore cette interprétation de BRAEM, il reste, pour fermer le cycle de l'évolution de la masse embryonnaire, à déterminer l'origine de la plaque germinative statoblastique. Il importe dès lors de reprendre la formation du statoblaste et celle du funicule.

5. FORMATION DU FUNICULE ET DES STATOBLASTES

c) Les statoblastes des Phylactolémates ont été considérés comme issus d'une seule cellule, sorte d'œuf parthénogénétique, par les premiers observateurs, par VERWORN (1887) notamment. Cependant, ALLMAN (1856) décrivait le statoblaste comme un bourgeon formé dans le funicule. Cette interprétation fut confirmée par NITSCHE (21, 1868), REINARD (23, 1881), KRAEPELIN (16, 1886-1892), OKA (22, 1891), par BRAEM (4-8, 1890-1914) et par VON BUDDENBROCK (25, 1910).

ALLMAN (1), NITSCHE (21), VERWORN ne se sont guère préoccupés de la formation même du funicule. Les opinions des auteurs subséquents peuvent se classer de la façon suivante :

I. — Dès sa formation, le funicule est constitué d'éléments ectodermiques et mésodermiques.

C'est l'opinion de KRAEPELIN (21) (1892), admise par RABITO et DAVENPORT (11). Le funicule se forme à la base libre du bourgeon quand celui-ci est au stade de vésicule didermique, par prolifération des deux feuillets : le feuillet périphérique mésodermique constituant le tube funiculaire proprement dit et le feuillet interne du bourgeon donnant les cellules axiales du funicule. Cette ébauche ainsi constituée s'allonge et vient se mettre en contact avec le feuillet pariétopleural du cystide, au niveau du collet du bourgeon.

II. — Au moment de sa formation, le funicule est mésodermique; ce n'est que secondairement qu'il devient hétérogène, formé d'un tube mésodermique entourant un axe de cellules régénératrices ou cystigènes.

Cette opinion est celle de BRAEM (4, 1890) et de VON BUDDENBROCK (25, 1910).

a) Selon BRAEM (1890), le funicule apparaît à un stade précoce, alors que le bourgeon est au stade de vésicule didermique non encore ouverte à l'extérieur et sur le point de donner déjà la première ébauche du bourgeon de dédoublement (*Cristatella*). Il dérive d'une crête longitudinale du feuillet externe mésodermique du bourgeon qui, se pinçant en sa région médiane, se transforme en une traînée de cellules en forme d'arc, reliant le feuillet pariétopleural au niveau du collet du même bourgeon. Au fur et à mesure que le bourgeon se développe, les cellules du collet participant à la formation de la paroi cystidiale écartent

l'attache pariétopleurale du funicule de la région du collet et cette attache funiculaire se déplace ainsi progressivement sur la face ventrale.

Les figures 113 à 117, tableau X, 1890 (4), nous montrent l'anse funiculaire aux différents points.

b) Tout en reconnaissant, avec Braem, que le funicule est mésodermique à son origine et formé par le feuillet périphérique du bourgeon, Von Buddenbrock (25) reprend la conception de Kraepelin (16) : le funicule s'accroît de la base du bourgeon vers la paroi cystidiale, mais il est exclusivement mésodermique. Selon Von Buddenbrock, cependant, la prolifération du feuillet périphérique s'étend sur une certaine longueur du bourgeon, puis la tumeur ainsi formée s'écarte par son bout distal et le funicule passe par un stade où son extrémité distale flotte dans la cavité générale [fig. 1, 2, 3, 4, *Cristatella*, pl. XX, 1910; fig. 22, 23, *Plumatilla*. XXI (25, 1910)].

L'extrémité libre, en s'accroissant, va rejoindre la paroi cystidiale du collet du bourgeon à l'angle formé par le bourgeon et son bourgeon de dédoublement (*Cristatella*). Mais les cellules pariétopleurales de la région du collet se multiplient et vont à la rencontre de l'extrémité libre du funicule (fig. 6, *Cristatella*), formant une base évasée où le funicule s'enfonce.

En résumé, pour Braem et Von Buddenbrock, le funicule est exclusivement un tractus mésodermique rattachant le feuillet périphérique de la base du bourgeon à la pariétopleure du collet, au niveau de l'angle où se forme le bourgeon de dédoublement.

III. — Mais si le funicule est exclusivement mésodermique lors de sa formation, il ne tarde pas à devenir didermique par apparition, le long de son axe, d'une rangée de cellules régénératrices internes : les cystigènes. Ces cystigènes proviendraient du feuillet ectodermique et la pénétration se ferait au niveau du collet, aussitôt donc que le funicule vient de se constituer. Cette migration des cystigènes de l'ectoderme dans le funicule a été décrite par Braem (1890) et par Von Buddenbrock (1910) et illustrée par des figures qui semblent ne laisser aucun doute sur ce phénomène curieux. Je commencerai par résumer les observations de Von Buddenbrock, pour reprendre ensuite celles de Braem, auxquelles cet auteur a donné une interprétation qui complète la théorie de la réserve embryonnaire dont il fut question précédemment.

Von Buddenbrock (25) n'a observé qu'une seule fois cette migration chez *Cristatella*, mais la préparation (fig. 8) est si claire qu'aucun doute ne peut exister à ce sujet, déclare-t-il. Ces cellules migratrices forment à la base de l'ectoderme un lot bien distinct, un *Keimstock*, qui va pénétrer d'un coup dans l'axe funiculaire et où il contribuera à former le seul et unique statoblaste du funicule.

Par contre, cette migration se produit plus lentement chez les *Plumatella* (fig. 25, 26, 27, 1910, 25). Les cellules migratrices forment également un massif distinct à la base de l'ectoderme. Elles glissent de l'ectoderme dans le

funicule, en traversant les couches musculaires. La figure 25 représente le début de la migration; dans la préparation 26, la moitié du stock de cellules cystigènes est engagée dans le funicule; dans la figure 27, la migration se termine. La provision de cystigènes est acquise par le funicule; les cellules vont se disposer en file selon l'axe funiculaire, pour participer progressivement à la formation de la série des statoblastes.

Signalons enfin une remarque de Von Buddenbrock, d'après laquelle le massif de cellules cystigènes, préparé à la base de l'ectoderme, en face de l'attache funiculaire chez les *Cristatella* et qui pénètre d'un coup dans le funicule, rappellerait la formation d'un bourgeon cystidial. Ainsi la formation du statoblaste se ramènerait à un bourgeonnement et le phénomène revêtirait son aspect primitif chez les *Cristatella*. Chez les *Plumatella*, le *Keimstock* se strobilise, pour donner un nombre variable de statoblastes. Il serait assez étonnant que *Cristatella* fut primitif pour ce qui concerne la migration du *Keimstock*, alors que nous avons déjà signalé combien il était plus évolué en ce qui concerne la formation des bourgeons cystidiaux et par toute sa structure.

C'est Braem (4) qui a décrit le premier cette migration des cellules cystigènes dans le funicule, à la fois chez *Plumatella* et chez *Cristatella*. Il l'a représentée par des dessins impressionnants, notamment la figure 120 (4), pour les *Plumatella*, et surtout les figures 90, 91, 92 (4), pour *Cristatella*, et que schématise la figure 3, A.

Mais Braem en tire une interprétation qui correspond à ce qui fut dit de sa théorie embryonnaire. Les cellules cystigènes migratrices proviennent du massif embryonnaire qui a donné le bourgeon principal, son bourgeon de dédoublement et le bourgeon adventif. On voit, en effet, un groupe de cellules s'en séparer au niveau de l'attache funiculaire et constituer le *Keimstock* (les fig. 91 et 92), en pénétrant dans l'axe du funicule jusqu'au niveau où commence à se former le premier statoblaste (fig. 3, A).

Les cellules cystigènes du funicule dériveraient donc du massif embryonnaire sous-ectodermique.

Ainsi le funicule, aussitôt formé, devient hétérogène. Il s'allonge à sa base d'attache par adjonction des cellules du feuillet externe du collet du bourgeon, déclare Braem. Dans ce funicule se forme le statoblaste unique (*Cristatella*), ou les statoblastes (*Plumatella*), aux dépens de deux sortes de cellules, les cystigènes, dont nous venons de parler, et les cellules deutoplasmiques, *Bildungsmasse*. Celles-ci dériveraient du feuillet périphérique du funicule et seraient conséquemment mésodermiques.

Les cystigènes forment une vésicule qui s'accroît, se dilate puis s'aplatit, constituant une enveloppe double qui entoure les cellules deutoplasmiques (*Bildungsmasse*) dans une vésicule close. Le feuillet le plus externe disparaît, formant les deux valves chitineuses plus ou moins compliquées du statoblaste,

tandis que le feuillet interne périphérique devient le feuillet épidermique proprement dit du cystide statoblastique. Cette vésicule de cystigènes ne se constitue pas à partir d'une seule cellule, comme l'ont cru certains auteurs. Braem et surtout Von Buddenbrock sont d'accord pour déclarer que les cellules cystigènes logées dans l'axe du funicule se groupent en petites masses espacées, lesquelles se dilatent pour constituer la vésicule du statoblaste.

En *résumé*, tout bourgeon cystidial provient d'une réserve embryonnaire sous-ectodermique (Braem). Cette réserve embryonnaire se transmet de bourgeon en bourgeon, constituant tous les zoïdes de la colonie par le processus du *Doppelknospe* et de l'*Adventivknospe* (Braem). Elle dérive de la larve et du statoblaste, où elle s'est séparée de la *plaque germinative* formant le premier polypide (Braem). Enfin, cette plaque germinative elle-même, étant une portion du feuillet externe épidermique du cystide statoblastique, est formée par les cystigènes, c'est-à-dire par une portion du massif embryonnaire responsable de la formation du bourgeon dont le funicule dépend (Braem).

Ainsi, la théorie de la continuité de la réserve embryonnaire se démontrerait d'une façon particulièrement claire chez les Bryozoaires, d'après les observations de Braem et de Von Buddenbrock. Elle assure la pérennité de l'espèce. Elle se comporte comme la lignée germinale, donnant le soma, mais s'en séparant cependant dès le début de l'organogénèse; elle est immortelle. C'est cette conception d'une réserve embryonnaire que Marcus (19) accepte dans son récent travail sur *Lophopus cristallinus*. Chaque ébauche de bourgeon renferme le matériel de bourgeonnement pour sa descendance.

C. — Loi d'apparition des bourgeons (voir fig. 3 a).

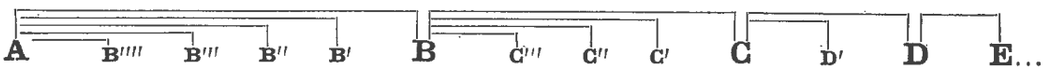
La conception de la continuité de la réserve embryonnaire telle que nous l'avons résumée en la dégageant des considérations souvent confuses et parfois indémontrées, en la poussant jusqu'en ses conséquences logiques non exprimées parfois dans le texte, se complète par une loi d'après laquelle Braem explique l'ordre d'apparition des bourgeons chez les Phylactolémates.

Elle découle de la superposition des observations relatives au bourgeonnement des *Cristatella* et aux phases de formation des différents rameaux d'une jeune colonie de *Plumatella* et de *Fredericella* (4-7).

A, étant individu initial, donne par le processus du bourgeonnement de dédoublement (*Doppelknospe*), un bourgeon B, lequel fournit de la même façon C, ce dernier engendre D, et ainsi de suite, selon la formule :

A, B, C, D, E, sont des individus principaux; leur apparition dans le sens centrifuge allonge la colonie.

Mais en même temps se forment, à partir de A, des bourgeons intercalaires, secondaires, situés entre B et A, et dont l'ordre d'apparition est centripète, le plus jeune étant le plus rapproché de A. Ces bourgeons intercalaires se constituent par *Adventivknospe* et donnent les rameaux latéraux de la colonie. De même, des bourgeons intercalaires apparaissent à partir de B et de C, etc.; la formule devient



Le nombre de bourgeons intercalaires ou *Adventivknospen*, ou individus secondaires, dépend naturellement de l'importance de la réserve embryonnaire du bourgeon-souche. Chez *Cristatella* il peut se produire quatre bourgeons intercalaires. Mais dans des colonies plus âgées, c'est tout au plus un bourgeon intercalaire qui se constitue.

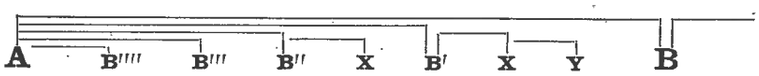
Il faut comprendre, sans doute, que chaque bourgeon, ou chaque individu primaire ou secondaire, quel qu'il soit, peut à son tour former les bourgeons, comme il vient d'être décrit pour A.

C'est ainsi que si nous reportons cette nomenclature qui découle de la loi ainsi formulée au schéma de rameau de *Plumatella* (fig. 45, pl. III, reproduite dans Korschelt et Heider, fig. 455, p. 639) :

A aurait donné B par dédoublement; B aurait donné C et C aurait donné D.

B′ et B″ sont les *Adventivknospen* de A, comme C′ et C″ sont les *Adventivknospen* de B.

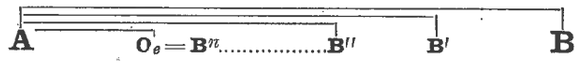
D'autre part, chacun de ces *Adventivknospen* donne des bourgeons de dédoublement. Si bien que le schéma de Braem pourrait être complété de la façon suivante :



Cette loi s'allie très bien à l'idée d'une propagation d'une réserve embryonnaire de bourgeon en bourgeon.

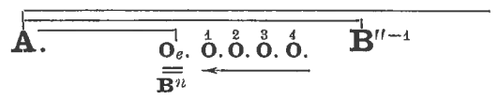
Braem y reviendra en chacun de ses travaux, la complétant notamment du mode de formation des organes génitaux. Reprenant la conception de Metschnikoff et Kraepelin, Braem considère en effet l'œcium, c'est-à-dire la poche incubatrice de l'œuf, comme un bourgeon, mais un bourgeon arrêté en son développement. L'œcium serait le dernier bourgeon adventif de la série, c'est-à-dire le bourgeon le plus proximal de A :

$Oe = B^n$.



D'autre part, les œufs, se constituant aux dépens des cellules du feuillet pariétopleural, se produisent au voisinage de l'œcium dans un sens opposé à

celui des bourgeons intercalaires : du dernier bourgeon adventif vers l'œcium, l'œuf le plus âgé étant le plus près de l'œcium.



Et, dans le souci de rapprocher l'origine des œufs de celle des spermatozoïdes qui se forment aux dépens du feuillet périphérique de la région proximale du funicule, au voisinage de l'anse digestive, Braem considère la série des œufs cheminant de la pariétopleure vers l'œcium selon le schéma ci-contre, comme le funicule même de ce bourgeon particulier qu'est l'œcium. L'œcium représente un individu femelle (*Plumatella*).

Je dois ajouter que dans le mémoire ultérieur sur les organes génitaux de *Fredericella*, Braem ne reprend plus cette dernière conception d'un funicule ovarique. Enfin, Marcus (19) signale avec raison que si l'œcium est conditionné par l'ovaire, puisqu'on ne trouve jamais d'œcium sans ovaire, il existe de nombreux ovaires sans œcium. Ceci est vrai non seulement chez les *Lophopus*, mais aussi chez les *Plumatella*. De plus, je ne crois pas qu'il faille assimiler l'œcium à un bourgeon; leur formation et leur histologie sont différentes.

*
* *

La continuité de la réserve embryonnaire, complétée ainsi par la loi formulée précédemment, présente le bourgeonnement des Bryozoaires d'une façon ingénieuse et séduisante. Mais elle est conventionnelle, inexacte et incomplète.

1. Il n'est pas tenu compte du mode de formation du premier polypide à partir du cystide statoblastique. Les trois premiers de ces polypides se forment par *Adventivknospe*.

2. Enfin, si l'on considère un zoïde du schéma de Braem tel que le reproduisent Korschelt et Heider, il est tout à fait arbitraire de considérer B comme formé par *Doppelknospe* de A et Bi par *Adventivknospe*. Ce dernier pourrait très bien être un *Doppelknospe*, comme l'est D par rapport au polypide C et C par rapport à B.

Nous reviendrons dans nos conclusions sur cette erreur de la loi de Braem, qui, malgré sa clarté apparente, ne permet pas une réelle compréhension de l'apparition des bourgeons chez les Phylactolémates.

II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES

La vérification de la continuité de la réserve embryonnaire chez les Phylactolémates, telle que l'a conçue Braem, doit porter sur trois points, trois phases essentielles dans le cycle de la formation et de la transmission du massif embryonnaire.

1. L'origine éventuelle d'un massif embryonnaire détaché de ce que BRAEM a appelé la plaque germinative du statoblaste donnant le premier polypide.

2. La formation d'un bourgeon polypodial, de son bourgeon de dédoublement et du bourgeon adventif aux dépens du massif embryonnaire.

3. L'origine, aux dépens de la même masse embryonnaire, des cystigènes du funicule du bourgeon envisagé, cystigènes qui, par la suite, formeront le feuillet épidermique du statoblastes et conséquemment la plaque germinative d'où se séparera la masse embryonnaire d'une nouvelle colonie.

A. — Formation du premier bourgeon adventif dans le cystide statoblastique en développement (Fredericella sultana).

Nous avons mis en incubation des statoblastes de *Fredericella*, le genre de Phylactolémates le plus primitif. Nous renvoyons aux observations de BRAEM (4-7) et de MARCUS (18-19), pour ce qui concerne le développement naturel des statoblastes. Pour nos élevages, les statoblastes étaient dégagés des tubes chitineux qui subsistaient d'une colonie en hiver. Ces statoblastes simples, sans bordure pneumatique, sont disséminés sur le fond de verres de Syracuse remplis d'eau et exposés à la chaleur d'une ampoule de 110 W, à une distance de 20 cm. de celle-ci. Dans ces conditions, les statoblastes germent et se développent tout l'hiver, avec une très grande régularité, et après trois ou quatre jours de ce genre d'incubation, les premiers polypides de chacun des statoblastes sont épanouis.

Les figures 4, A, B, C donnent l'aspect des différents stades de développement. Après vingt-quatre heures d'exposition à la chaleur, les deux valves de l'enveloppe s'écartent et permettent au cystide statoblastique de se dilater et de croître. Ces valves sont ventrales et dorsales, si l'on s'en rapporte au plan sagittal du jeune cystide qui passe par le premier polypide et le premier bourgeon adventif, tous deux distincts par transparence. La position des valves est moins nette, ultérieurement, par suite des déplacements de l'organisme au cours de sa croissance. Le cystide est transparent; la cavité cystidiale, de virtuelle qu'elle était, devient réelle; les cellules mésodermiques perdent progressivement leurs inclu-

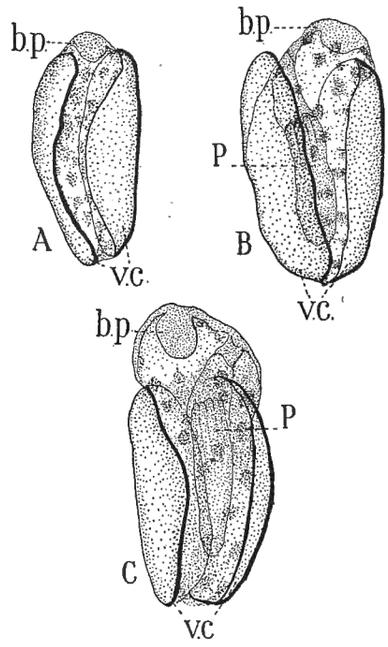


FIG. 4. — Schémas montrant trois stades de l'éclosion des statoblastes de *Fredericella sultana*. — *P.* = premier polypide ; *b.p.* = bourgeon polypodial adventif; *v.c.* = valves chitineuses.

sions, qui se dissolvent et sont digérées. Ces cellules mésodermiques, peu à peu allégées, se disjoignent, s'étirent et se rangent insensiblement en un épithélium de plus en plus régulier le long de l'épiderme, pour former la pariétopleure, et le long du polypide, pour donner la splanchnopleure.

Le premier polypide que l'on voit par transparence est celui dont BRAEM a décrit minutieusement le développement à partir de la zone apicale de l'épiderme du cystide statoblastique, zone qu'il a appelée la plaque germinative. Nous ne

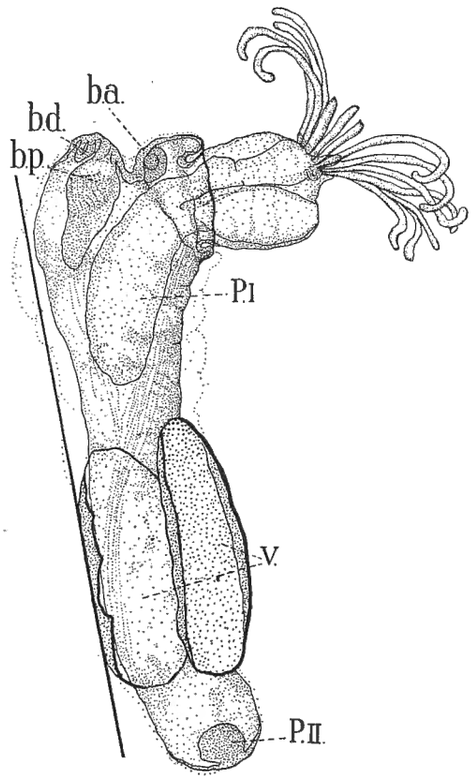


FIG. 5.

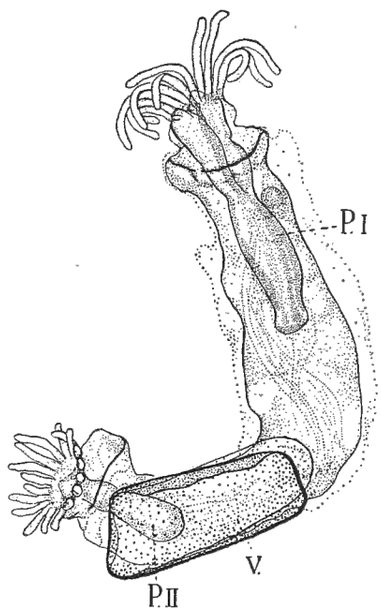


FIG. 6.

FIG. 5. — Polypide statoblastique de *Fredericella sultana*, épanoui (*PI*); le deuxième polypide postérieur (*PII*) très tardif; *b.p.* = premier bourgeon adventif; *b.d.* = son bourgeon de dédoublement; *b.a.* = deuxième bourgeon adventif; *V.* = les deux valves chitineuses du statoblaste.

FIG. 6. — Les deux polypides statoblastiques *PI* et *PII* se sont développés, quoique *PII* soit plus tardif.

nous occuperons pas de ce premier polypide, si ce n'est pour définir la première individualité cystidiale à laquelle il appartient.

Mais ce qui est plus important pour nous, c'est l'apparition du premier bourgeon polypodial de ce premier cystide. Il est visible très tôt, dès que s'ouvrent les deux valves, et dans la région apicale, mais sur la paroi morphologiquement

ventrale, si l'on s'en rapporte au polypide encore inclus entre les valves (fig. 4, A, B, C). Il prend progressivement sa position normale au cours de la croissance, ainsi que le montrent les figures 5, 6 et 7.

Après trois ou quatre jours d'incubation, le polypide étant bien épanoui, le premier bourgeon est très avancé; il s'est déplacé ventralement en s'écartant de la région orale du polypide. En même temps, il bourgeonne lui-même à son collet, et du côté ventral, un bourgeon de dédoublement.

A ce moment est apparu entre le premier bourgeon et la région orale du polypide un second bourgeon adventif. C'est ce que l'on peut voir dans la fig. 5. Ainsi se réalise le premier cystide, correspondant à la définition du cystide type que nous avons donné précédemment : un polypide principal fonctionnel et trois bourgeons polypodiaux sur la face ventrale: bourgeon avancé et son bourgeon de dédoublement ventral; un troisième bourgeon adventif, placé entre le premier bourgeon et la région orale du polypide.

Du statoblaste sortiront en fait deux polypides initiaux, c'est-à-dire deux individualités cystidiales, comme du cystide larvaire peuvent se former deux ou plusieurs polypides initiaux (larves de *Plumatella*, *Fredericella* = Braem).

Le premier polypide dont nous avons parlé se constitue antérieurement dans le cystide statoblastique; il s'en forme un second postérieurement (fig. 5, Pii). Ce second polypide se développe plus tardivement que le premier, ainsi que le montre la figure 6, et très souvent il n'est encore qu'au stade de bourgeon massif quand le premier polypide est déjà épanoui (fig. 5, Pii). Il faut souligner que ce second polypide apparaît et se constitue selon les mêmes processus que le premier bourgeon adventif, dont nous parlerons dans un moment. Il en résulte en dernière analyse que du cystide statoblastique se dégageront deux individualités cystidiales correspondant aux deux polypides initiaux, lesquelles, en divergeant, donneront les deux rameaux-souches de la colonie en développement, ainsi que le montre la figure 6. Je ne crois donc pas, comme le dit Marcus (19), à propos des *Lophopus*, que les statoblastes des Phylactolémates européens ne donneraient qu'un seul polypide. Les observations de Braem (6) pour ce qui concerne les *Fredericella* sont démonstratives à ce sujet. Elles se confirment d'ailleurs d'une façon plus nette encore, chez les *Cristatella*.

*
* *

Les figures 7, A et B représentent des portions des coupes sagittales du cystide statoblastique au moment où les deux valves s'entr'ouvrent, c'est-à-dire au stade représenté par les figures 4, A, B.

A ce stade, les parois cystidiales sont déjà nettement constituées. L'ectoderme est formé de cellules hautes, vacuolaires; la vacuole sphérique de taille variable dilatant parfois considérablement le cytoplasme, refoulant le noyau, est remplie d'une substance homogène très acidophile. Ce sont des cellules glandulaires sécrétant la cuticule, qui se dépose le long de l'ectoderme. La cuticule, à ce stade, est

encore régulière, mince et souple, présentant les mêmes réactions de coloration que les inclusions ectodermiques. Les feuillets mésodermiques sont formés : pariétopleure et splanchnopleure. Leurs cellules présentent des restes d'inclusions deutoplasmiques en nombre réduit, mais qui les distinguent très nettement des cellules ectodermiques. Des cellules mésodermiques, encore très fortement bourrées d'inclusions, sont libres dans la cavité générale, quoiqu'elles se rapprochent soit de la périphérie, soit de l'anse digestive.

Entre la pariétopleure et l'ectoderme se différencient les futures cellules musculaires. Ce sont de petites cellules disposées en deux couches mal représentées

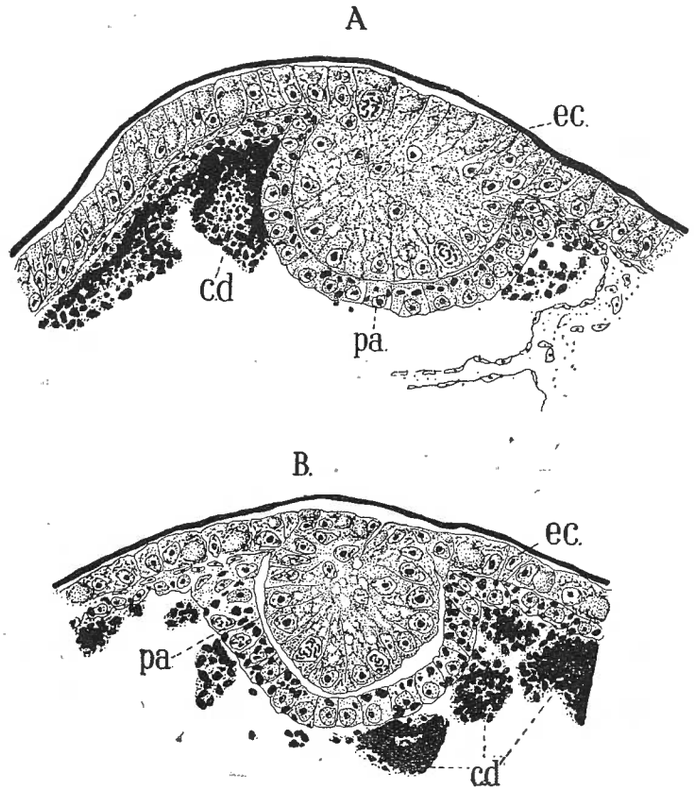


FIG. 7. — *A* et *B*. Coupes sagittales dans deux bourgeons adventifs statoblastiques correspondant aux stades (fig. 4, *a.*) et montrant la formation de ces bourgeons par prolifération des cellules ectodermiques; *c.d.* = cellules mésodermiques deutoplasmiques; *pa.* = pariétopleure; *ec.* = ectoderme.

dans les figures 7 *A* et *B*: la première, externe, rattachée à la base de l'ectoderme même, donnera les fibres musculaires circulaires, tandis que d'autres cellules plus visibles se disposent tangentiellement à la pariétopleure et à l'ectoderme et représentent les cellules des muscles longitudinaux.

Le premier bourgeon du cystide statoblastique est donc nettement un bourgeon adventif, puisqu'il se forme sur la paroi cystidiale. A son premier stade de

formation il est massif, mais incontestablement didermique. On suit très nettement le revêtement périphérique pariétopleural formant hernie dans la cavité générale. Ses cellules sont encore chargées d'inclusions deutoplasmiques et se continuent avec les cellules pariétopleurales, quoique plus hautes et en prolifération active (fig. 7, B, notamment). La portion interne du bourgeon, au contraire, est nettement d'origine ectodermique : elle se rattache à l'ectoderme sans solution de continuité; les couches musculaires ne s'y prolongent pas; les cellules y présentent les caractères des cellules ectodermiques; elles sont vacuolaires, notamment dans la région centrale; elles sont en division au niveau de l'ectoderme. Incontestablement, le massif interne de la première ébauche du bourgeon provient de la prolifération de l'ectoderme de la paroi cystidiale. Cependant, les cellules constituant le massif interne du bourgeon perdent progressivement les vacuoles, lesquelles persistent dans leur portion proximale, orientée vers le centre. Le cytoplasme et les noyaux se concentrent dans les portions distales périphériques de la cellule (fig. 7, B). Le cytoplasme grossit, devient basophile, il est riche en mitochondries, visibles après fixation au bichromate de potassium formolé : ces cellules reviennent à un état embryonnaire et sont en prolifération active.

A ce sujet, la fig. 7, A, représente un stade plus jeune que celui de la fig. 7, B; le massif ectodermique du bourgeon est plus étendu, moins concentré; l'ordonnance des cellules y est moins accentuée; les cellules y sont plus semblables aux cellules ectodermiques.

En résumé, le premier bourgeon adventif du cystide statoblastique ne provient pas d'un massif embryonnaire qui se serait séparé de l'ébauche du premier polypide, comme le supposait Braem, mais provient de la prolifération à l'endroit de bourgeonnement des cellules ectodermiques, prolifération s'accompagnant d'un retour à l'état embryonnaire. Ce massif ectodermique régénérateur refoule la pariétopleure en une hernie dans la cavité générale.

Les figures 8, A et B nous donnent la transformation du stade massif du bourgeon au stade de vésicule didermique. Ces figures représentent des coupes sagittales de cystides au stade 3 (fig. 4, C) ou plus avancé, le polypide n'étant pas encore épanoui.

On voit apparaître dans le massif interne du bourgeon une cavité centrale; elle s'ouvre par désintégration de la portion proximale vacuolaire des cellules du massif. Ainsi s'explique le fait que le stade didermique de la figure 8, A et le stade massif de la figure 7 ont à peu près le même volume.

Dans la figure 8, B, les cellules du feuillet interne ont pris nettement la disposition d'un épithélium régulier. Les cellules sont plus condensées, plus basophiles. La cavité interne s'est allongée, et le bourgeon prend ainsi un aspect très caractéristique en forme de cornue. Mais dans cette croissance du bourgeon, ce sont les cellules du feuillet interne d'origine ectodermique, et essentiellement régénératrices, qui sont les plus actives; les cellules du revêtement

périphérique s'amincissent, pour s'allonger jusqu'à n'être plus qu'un épithélium plat lorsque le polypide sera constitué.

Enfin, la cavité interne se prolonge par une fissure entre les cellules du collet; elle s'ouvrira bientôt à l'extérieur. Le bourgeon sera arrivé au stade où il paraît être une invagination ectodermique refoulant la pariétopleure (fig. 8, B).

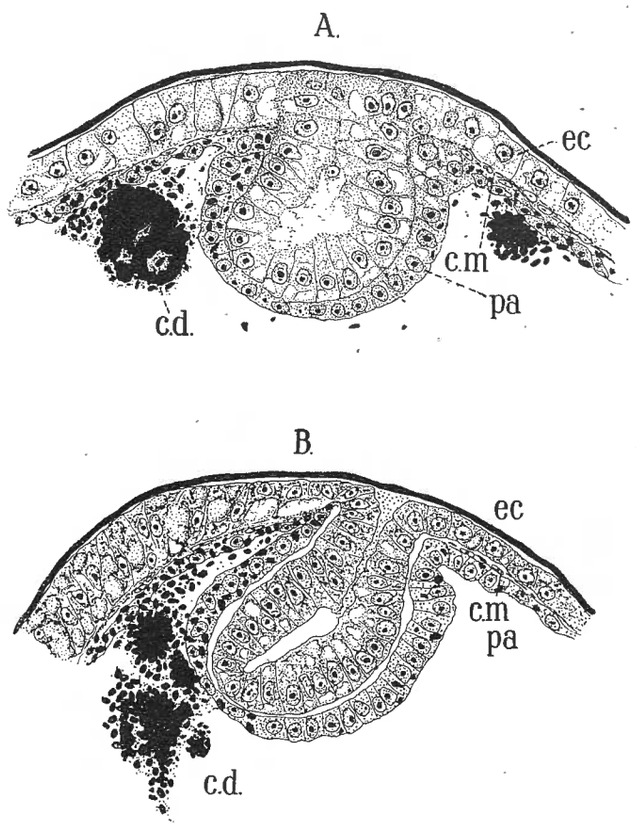


FIG. 8. — *A* et *B*. Coupes sagittales dans deux bourgeons adventifs statoblastiques correspondant aux stades (fig. 4, *B* et *C*). — *A*) apparition de la cavité centrale dans le massif interne ectodermique du bourgeon. — *B*) stade didermique du bourgeon. *c.d.* = cellules mésodermiques deutoplasmiques; *pa.* = pariétopleure; *ec.* = ectoderme.

CONCLUSIONS. — Le premier bourgeon adventif du cystide statoblastique de *Fredericella sultana* se constitue par prolifération des cellules ectodermiques au point de bourgeonnement. Le massif ectodermique refoule la pariétopleure en une hernie dont les cellules, plus hautes et plus actives, participent ainsi à la constitution didermique du bourgeon. Les cellules ectodermiques du massif interne se différencient, reprennent leur état embryonnaire et se disposent bientôt en un feuillet interne régénérateur entourant la cavité centrale, qui ne tarde pas à s'ouvrir à l'extérieur. Il n'y a donc à l'origine du bourgeon, ni amas de cellules spéciales régénératrices, ni surtout de massif embryonnaire. Le bourgeon

est né directement de la paroi cystidiale ectodermique, qui fournit directement les éléments régénérateurs essentiels du feuillet interne du bourgeon. La première conclusions de BRAEM ne se vérifie pas.

B. — Formation du bourgeon de dédoublement et deuxième bourgeon adventif. (Fredericella sultana).

Le premier bourgeon adventif, dont nous venons de voir l'origine, est très avancé déjà lorsque le polypide s'épanouit, ainsi que le montrent la figure 5 et la figure 9. Le feuillet interne est en pleine organogénèse et ses cellules sont des cellules embryonnaires sans aucune différenciation; elles se sont multipliées et sont plus petites. La cavité interne communique avec l'extérieure par l'ouverture du collet. Mais l'intérêt de cette préparation est de nous montrer la première ébauche du bourgeon de dédoublement au collet du premier bourgeon.

Il se constitue ventralement sous forme d'une tumeur provenant de la prolifération des cellules du collet, tumeur qui refoule le feuillet périphérique pariétopleural (fig. 9, A). Mais les cellules internes du collet n'appartiennent pas à un massif embryonnaire sous-ectodermique, ainsi que BRAEM le décrit chez les *Cristatella*. Le feuillet interne du bourgeon de dédoublement est simplement formé de cellules ectodermiques, ainsi que nous l'avons vu au stade précédent, cellules ectodermiques par leur origine, mais dédifférenciées et embryonnaires. La seule particularité du bourgeon de dédoublement est qu'il se produit à partir de cellules déjà dédifférenciées par le fait même qu'il ne naît pas de la paroi cystidiale, mais de la région du collet du bourgeon-souche. C'est un bourgeon accéléré par rapport au bourgeon adventif, l'accélération portant plus sur la qualité des cellules qui le constituent que sur les processus de formation, ceux-ci restant identiques.

Les figures 9, A montrent encore le deuxième bourgeon adventif du cystide adulte représenté par la figure 5.

En réalité il n'est pas dans le même plan. Entre la coupe passant par le bourgeon adventif et celle passant par le bourgeon de dédoublement, il y a un décalage de 25 μ; autrement dit, le bourgeon adventif est placé un peu latéralement à droite du plan passant par le bourgeon avancé et son bourgeon de dédoublement. C'est ce que montre la figure 5. Dans la figure 9, A, les deux bourgeons ont été ramenés au même plan. Le bourgeon adventif est nettement distant du bourgeon avancé. Il se trouve presque à mi-distance de ce dernier et de la région orale. De plus, sa structure, dans la figure 9, A, montre qu'il provient, lui aussi, tout comme le premier bourgeon adventif, de la prolifération des cellules ectodermiques : le massif interne est en contact avec l'ectoderme, sans solution de continuité; à son niveau, la couche musculaire est interrompue : on y voit des cellules en prolifération.

Il faut reconnaître qu'en cette région ventro-orale, la paroi ectodermique

du cystide est peu différenciée. Mais, de toute façon, le massif interne du bourgeon n'en est pas moins ectodermique. La figure 9, B, correspondant au tout premier stade du bourgeon adventif que nous venons d'envisager, confirme cette

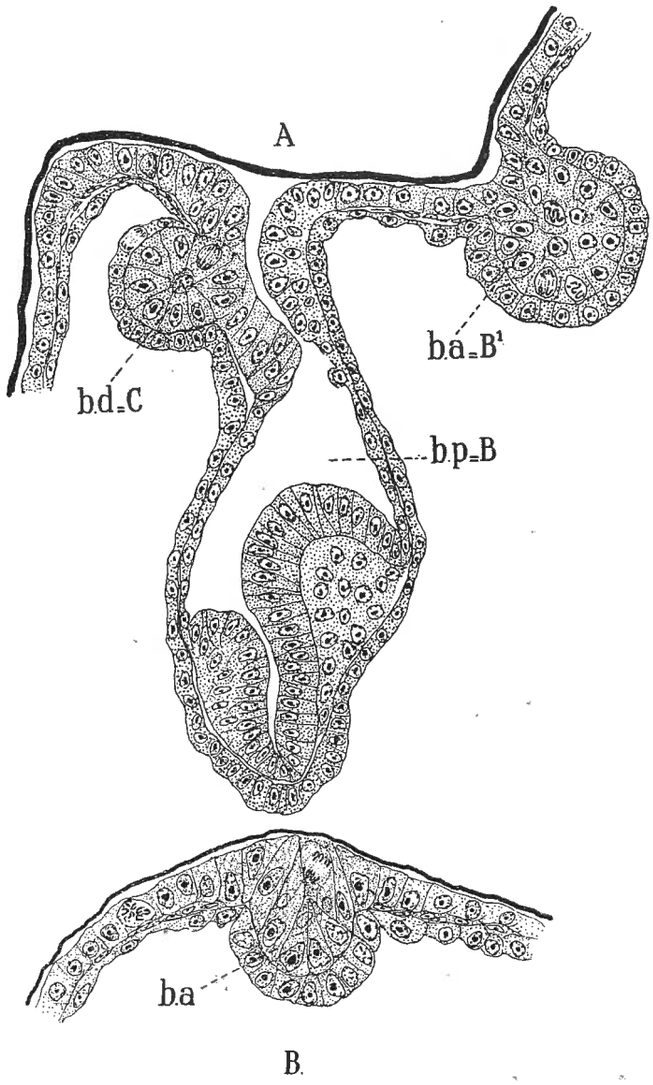


FIG. 9. — Coupes sagittales dans les trois bourgeons polypodiaux du cystide représenté figure 5 (*Fredericella sultana*). — *A*) bourgeon polypodial (*b.p.*), son bourgeon de dédoublement (*b.d.*), le bourgeon adventif (*b.a.*). — *B*) très jeune stade du deuxième bourgeon adventif (*b.a.*).

conclusion. Les cellules ectodermiques sont régulières, hautes, peu différenciées; elles prolifèrent dans une légère hernie pariétopleurale dont les cellules sont, elles aussi, plus hautes. Et la position des cellules, des fuseaux de division

montre que se sont les cellules de la paroi même qui descendent en proliférant vers la cavité générale en refoulant la pariétopleure.

Le deuxième bourgeon adventif est donc bien nettement et clairement d'origine ectodermique. Il est indépendant du bourgeon avancé.

Conclusions. — Nil le bourgeon de dédoublement, ni le bourgeon adventif ne proviennent d'un massif embryonnaire sous-ectodermique indépendant de l'ectoderme et appartenant au bourgeon principal le plus avancé. Les trois bourgeons dérivent directement ou indirectement de l'ectoderme. Il n'y a pas de réserve embryonnaire.

Il est à remarquer que le deuxième bourgeon adventif du cystide envisagé apparaît près d'une encoche correspondant à une dilatation de la paroi cystidiale; c'est le début de la formation d'un nouveau cystide, le cystide dont le bourgeon principal sera le polypide fonctionnel. La formation du cystide ne commence qu'après l'apparition du bourgeon polypodial, à un moment où celui-ci est à un état de développement déjà assez avancé et où il possède un bourgeon de dédoublement à son collet du côté ventral.

La formation du cystide nouveau résulte de l'activité des cellules ectodermiques de la paroi cystidiale de cette région ventro-orale. Nous avons d'ailleurs signalé plus haut que les cellules y sont peu différenciées; elles sont cubiques ou cylindriques et en division. La paroi cystidiale est en croissance en cette région. Cette croissance a pour effet de déplacer les bourgeons, de les écarter ventralement de la région orale du polypide, puis de les isoler dans un diverticule cystidial lorsqu'ils ont atteint une certaine distance et un stade avancé de développement.

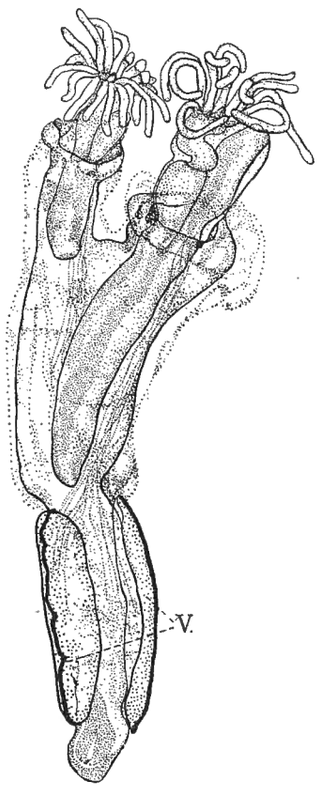
Consécutivement à cet écartement ventral du premier bourgeon se forme le deuxième bourgeon adventif, entre le premier bourgeon et la région orale du polypide. A son tour il s'écartera ventralement, tout en présentant un bourgeon de dédoublement et en s'isolant progressivement, lui aussi, dans un cystide propre, et ainsi de suite. La définition du cystide type énoncée dans la première partie de ce travail se vérifie donc chez les *Fredericella*. Elle s'applique à la généralité des cystides de la colonie. La figure 10 montre l'achèvement du cystide fille qui était en préparation dans le cystide représenté figure 9.

C. — Formation du bourgeon de dédoublement et du bourgeon adventif chez Plumatella fungosa.

J'ai repris la formation des trois bourgeons cystidiaux dans les cystides normaux d'une colonie adulte de *Plumatella fungosa*, et les conclusions tirées de l'étude des *Fredericella* se confirment entièrement.

La figure 11, A, montre les trois bourgeons polypodiaux typiques d'un cystide de *Plumatella*. Nous retrouvons ici l'ectoderme formé de cellules dilatées par

une vacuole sphérique ou irrégulière, au point que la délimitation entre les cellules n'est pas toujours facile à distinguer. Leur disposition ne paraît pas régulière du fait que les noyaux sont refoulés en des points variables de la cellule



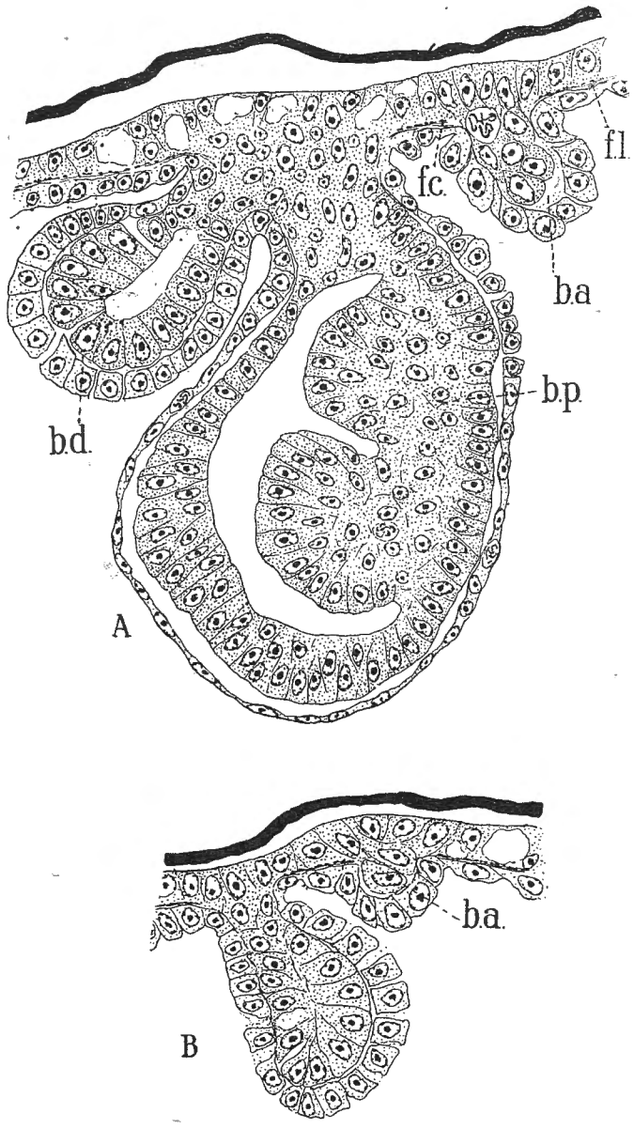


FIG. 10. FIG. 11.

FIG. 10. — Premier cystide statoblastique. Le deuxième cystide déjà préparé (fig. 5) et correspondant au bourgeon polypodial avancé, devenu lui-même polypide adulte, s'individualise. — *v.* = valves chitineuses du statoblaste (*Fredericella sultana*).

FIG. 11. — *A* et *B*. Coupes sagittales dans les trois bourgeons polypodiaux d'un cystide de *Plumatella fungosa*. — *A*) *b.p.* = bourgeon avancé polypodial; *b.d.* = bourgeon de dédoublement; *b.a.* = bourgeon adventif. — *B*) très jeune stade du bourgeon adventif; *f.c.* = fibres circulaires musculaires; *f.l.* = fibres longitudinales musculaires.

par les vacuoles du cytoplasme. Les cellules épidermiques sécrètent la chitine. Dans les cystides adultes, elle est épaisse, irrégulière et détachée de l'ectoderme. A la base de l'ectoderme on distingue très nettement les fibres circulaires de la couche périphérique musculaire, qui, en coupes sagittales, se présentent comme une traînée de petits points basophiles, et les fibres longitudinales de la couche interne coupées selon leur longueur. Entre les fibres apparaissent, de point en point, les petits noyaux des cellules musculaires. Ainsi l'ectoderme est bien séparé de la pariétopleure par deux couches musculaires très visibles. La pariétopleure se présente sous la forme d'un épithélium de cellules peu différenciées, aplaties et portant chacune le bouquet de flagelles.

Le bourgeon principal est à un stade avancé et en pleine organogénèse; le feuillet périphérique s'étire et s'aplatit; il se différencie en cela du feuillet interne, dont les cellules sont hautes et en prolifération active.

Il est en contact direct avec l'ectoderme; ses cellules se continuent par les cellules ectodermiques, sans solution de continuité.

Le feuillet interne régénérateur n'est donc pas une émanation d'un massif embryonnaire, mais provient de cellules ectodermiques dédifférenciées, ayant repris leur état embryonnaire. La continuité parfaite entre le feuillet interne et les cellules ectodermiques s'explique par l'origine d'un bourgeon semblable chez les *Fredericella.*

Au collet du bourgeon polypodial, nous voyons le bourgeon de dédoublement. Il est plus avancé que celui que nous avons décrit précédemment chez *Fredericella,* mais il présente un stade par lequel passe tout bourgeon de dédoublement. Il apparaît bien ici aussi comme le résultat de la prolifération du feuillet interne de la région du collet du bourgeon-souche, où les cellules sont embryonnaires. Cette prolifération refoule le feuillet périphérique pariétopleural. Le bourgeon de dédoublement est donc didermique à ce stade. La pariétopleure y a pris un caractère embryonnaire. Ultérieurement ses cellules s'aplatissent.

Quoique le bourgeon de dédoublement soit au stade de vésicule didermique, sa cavité centrale ne communique pas encore avec celle du bourgeon-souche.

La communication ne s'établit pas nécessairement. Parfois le bourgeon de dédoublement s'écarte ventralement en se détachant du bourgeon-souche au stade de vésicule close. Il lui arrive même de se détacher au stade massif de telle sorte qu'on pourrait le confondre avec un bourgeon adventif si sa position ventrale dans le voisinage du collet du bourgeon-souche révélait sa vraie origine.

Conclusion. — Le bourgeon de dédoublement provient de la région du collet du bourgeon principal, mais nullement d'un massif embryonnaire.

La même figure 11 montre la formation du bourgeon adventif. Il est à un stade jeune. Dans une hernie pariétopleurale, les cellules ectodermiques de la paroi cystidiale prolifèrent un massif interne. Les cellules pariétopleurales sont

dilatées et le noyau, très gros, possède un nucléole très apparent. L'ectoderme, en ce point, présente une légère surélévation. Les cellules y sont hautes, embryonnaires, très actives. Les couches musculaires sont interrompues en cet endroit, et les cellules ectodermiques, grossies, basophiles, prolifèrent, remplissent progressivement la hernie pariétopleurale.

L'origine ectodermique du massif interne du bourgeon adventif est donc très nette. Ce dernier est constitué par les cellules ectodermiques de la paroi. C'est d'ailleurs ce qui se vérifie si l'on envisage des stades plus jeunes, tel que celui que nous représente la figure 11, B. C'est le début même de la formation du bourgeon; les cellules ectodermiques commencent à glisser dans la hernie pariétopleurale.

Il est difficile de savoir lequel des deux feuillets, ectodermique ou mésodermique, entre le premier en activité, provoquant celle de l'autre.

Le fait que les cellules mésodermiques et ectodermiques se trouvent dans le même état embryonnaire dès le début de la formation du bourgeon semble indiquer que les deux feuillets sont touchés en même temps par les mêmes causes locales qui amènent les somatocytes à l'état embryonnaire.

On voit en effet, au point du bourgeon, une élévation légère de l'ectoderme correspondant à l'accroissement des cellules ectodermiques, tandis que les cellules mésodermiques, elles aussi, se dilatent en devenant basophiles.

D'autre part, il est certain que l'organogénèse proprement dite résulte de l'interaction de ces deux tissus. Cependant, le feuillet interne conserve plus longtemps son activité embryonnaire, car très vite, au cours de l'organogénèse du feuillet interne, le feuillet périphérique s'amincit et s'étire pour devenir un épithélium plat.

Conclusion. — Il apparaît très clairement que le bourgeon adventif, pas plus chez *Plumatella* que chez *Fredericella*, ne dérive du bourgeon principal, ni d'un massif embryonnaire séparé du collet de ce dernier. Ce sont les cellules ectodermiques de la paroi cystidiale qui constituent directement le massif interne du bourgeon.

D. — Formation du funicule, des cystigènes et des statoblastes (Plumatella fungosa).

Ainsi qu'il fut rappelé dans les considérations générales, le funicule du jeune bourgeon, tout en étant formé par des éléments mésodermiques, se laisserait envahir par des cellules étrangères, les cystigènes. Selon Braem, celles-ci émigreraient d'un massif embryonnaire sous-ectodermique, mais indépendant de l'ectoderme et responsable de la formation des trois types de bourgeons polypodiaux. Les études de Von Buddenbrock confirment cette migration, mais, selon cet auteur, les cystigènes seraient d'origine ectodermique, quoique dédifférenciées, embryonnaires et s'agglomérant d'une façon plus ou moins accen-

tuée à la base de l'ectoderme (notamment et surtout chez *Cristatella*) avant de pénétrer dans le funicule.

Ces conceptions de l'origine des cystigènes, c'est-à-dire des cellules formant la vésicule épidermique du statoblaste, cadreraient avec celles de la formation des bourgeons polypodiaux. VON BRUDDENBROCK, reprenant l'idée de BRAEM, reconnaît explicitement que cette migration des cellules embryonnaires cystigènes dans le funicule correspond à la constitution du massif interne d'un bourgeon polypodial.

Nous avons rappelé dans les considérations générales qu'il ne peut être possible de comparer statoblaste et bourgeon; le statoblaste étant un cystide capable de bourgeonner des bourgeons polypodiaux.

D'autre part, nous n'avons pu confirmer la migration des cellules cystigènes. L'étude que nous avons entreprise sur la formation du funicule a été faite exclusivement chez *Plumatella fungosa*, pour la raison que dans cette espèce le matériel est abondant, que les rameaux sont spacieux et que la prolifération des bourgeons y est intense. Cette migration n'a pu néanmoins être observée sur de très nombreuses préparations, multipliées d'ailleurs encore par le fait que nous cherchions à retrouver les dessins si suggestifs que nous ont laissés BRAEM (4) et VON BUDDENBROCK (25) sur les processus de la migration. Les coupes ont été faites sagittalement. Les figures dont il sera question dans nos descriptions correspondent donc à des portions de coupes sagittales de cystides.

La figure 12 réprésente un bourgeon adventif (C). Il est au stade didermique; la vésicule interne ne communique cependant pas avec l'extérieur, mais déjà l'ébauche du bourgeon de dédoublement est apparue au niveau du collet; par contre, on y voit l'aspect du funicule au stade le plus jeune que j'ai eu l'occasion d'observer. Le funicule part de la région du collet, à la base de la zone d'attache du bourgeon à la pariétopleure cystidiale et, par conséquent, longe latéralement le bourgeon de dédoublement, qui ne peut être visible sur la coupe représentée. Il figure à la coupe suivante. Le funicule, comme l'ont admis les auteurs et notamment BRAEM (4) et VON BUDDENBROCK (25), est bien d'origine mésodermique; mais il ne dériverait pas du feuillet périphérique du bourgeon, comme ces derniers auteurs l'ont décrit. Il me paraît, au contraire, être formé par un cordon de cellules mésodermiques émigrant de la pariétopleure de la

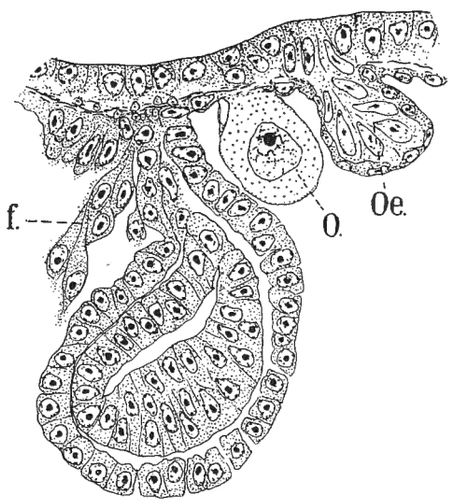


FIG. 12. — Coupe sagittale dans un bourgeon adventif de *Plumatella fungosa*, montrant le premier stade de la formation du funicule par migration des cellules pariétopleurales du collet. — *O.* = œuf; *Oe.* = oecie; *f.* = funicule.

région du collet vers la base de la vésicule du bourgeon, qui, à ce moment, a la forme d'une cornue.

Les cellules pariétopleurales de la région du collet n'ont d'ailleurs pas l'aspect de cellules pariétopleurales ordinaires. Elles sont hautes, basophiles, c'est-à-dire embryonnaires; Von Buddenbrock (25) avait signalé que les cellules pariétopleurales du collet participaient à la formation du funicule en proliférant un tractus s'accroissant à la rencontre du funicule. D'après les coupes que nous avons obtenues, tout le funicule serait formé par les cellules pariétopleurales. Ces cellules sont fusiformes, embryonnaires et paraissent bien s'étirer en un cordon du collet vers le bourgeon. Le funicule, d'ailleurs, n'est pas terminé; le cordon de cellules partant de la région du collet atteint à peine le feuillet périphérique du bourgeon, sans qu'il fasse corps avec ce dernier.

Nous ne pouvons interpréter les coupes observées et correspondant à ce stade, représenté par la figure 12, que comme une migration de cellules mésodermiques, partant de la pariétopleure du collet et s'étirant en un tractus vers la base du bourgeon.

Les figures 13, A et B correspondent à deux coupes sagittales et successives d'un même bourgeon adventif, à un stade où le funicule est constitué. Le funicule forme cette fois un cordon massif sur toute sa longueur. Il part du collet,

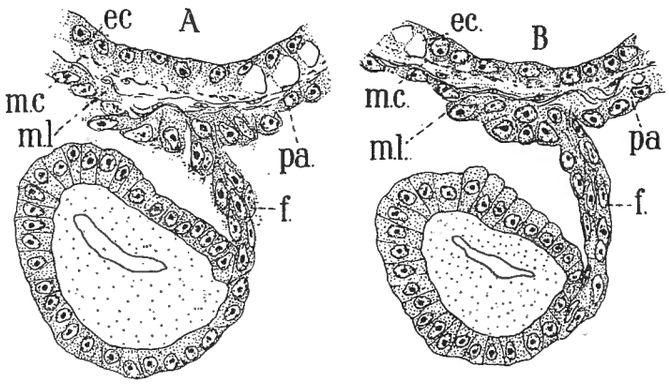


Fig. 13. — *A* et *B*. Deux coupes sagittales successives d'un même bourgeon adventif de *Plumatella fungosa*, montrant un jeune stade du funicule (*f.*) constitué de cellules identiques. — *p.a.* = pariétopleure; *ec.* = ectoderme; *m.c.* = muscles circulaires; *m.l.* = muscles longitudinaux.

longe le bourgeon de dédoublement et atteint la base du bourgeon principal, où il se constitue avec le feuillet périphérique. Les cellules y sont toutes semblables; elles sont étirées selon l'axe longitudinal du funicule, et quoique le funicule soit massif, on peut déjà deviner une tendance à la formation du feuillet périphérique du futur tube funiculaire.

Elles ont encore le caractère embryonnaire, qu'on retrouve d'ailleurs chez des cellules pariétopleurales de la région du collet dont elles proviennent. Si l'on envisage les rapports du funicule avec les parois cystidiales, on voit que les

coupes atteignant le funicule sur toute sa longueur, ne passent plus par le point d'attache du bourgeon au cystide; elles rasent la région du collet. L'attache funiculaire est donc déplacée ventralement par rapport au bourgeon.

D'autre part, la pariétopleure est nettement séparée de l'ectoderme, et l'on distingue les deux couches musculaires longitudinales et circulaires parfaitement continues, ne présentant aucune interruption, aucune modification au niveau de l'attache funiculaire. L'ectoderme a d'ailleurs en cette région son aspect absolument normal et caractéristique, étant formé de cellules vacuolaires qui ne présentent aucune particularité en face de la base du funicule. Ainsi, à ce stade, il ne peut être question d'une migration de cellules venant de l'ectoderme vers le funicule. Celui-ci est homogène, formé de cellules identiques et mésodermiques.

Les figures 14, A et B représentent deux coupes successives et sagittales, atteignant le funicule d'un même bourgeon adventif sur toute sa longueur. Ainsi qu'on le voit par la figure 14, *a*, la coupe rase la région du collet; le funicule s'en est écarté et se déplace ventralement par rapport à l'attache du bourgeon, au fur et à mesure que celui-ci grandit et se développe.

A ce stade la migration ectodermique des cystigènes devrait se poursuivre, si l'on se rapporte aux descriptions de Braem (4) et de Von Buddenbruck (25). Nous ne l'avons pas observée au stade précédent. Nous ne la voyons pas davantage à ce moment. Les deux couches musculaires ne présentent aucune solution de continuité; les cellules ectodermiques n'offrent rien de particulier; elles ont leur aspect caractéristique fortement vacuolaire.

Il n'y a pas de migration de cellules venant de l'ectoderme dans aucune des deux préparations intéressant l'attache funiculaire, et typiques pour les différents cas correspondant à ce stade.

Et, cependant, le funicule n'est plus homogène. S'il présente, d'une façon plus accentuée que précédemment, la disposition des cellules périphériques en un épithélium plat qui plus tard limitera le tube funiculaire, le funicule est encore massif. Néanmoins, les cellules n'y sont plus identiques. On y voit de grosses cellules à cytoplasme dilaté, à noyau vésiculeux, possédant, parmi les grains chromatiques, un large nucléole : ce sont les cystigènes. Ainsi, quoique nous n'ayons observé aucune migration ectodermique, les cystigènes sont présents dans le funicule. Celui-ci est d'ailleurs plus mince; à son point d'attache, il est gonflé en sa région moyenne, là où apparaissent les cystigènes.

Les cystigènes occupent le centre du funicule, ce qui est bien visible dans les figures 14, A et B. Elles sont en connexion intime avec les cellules périphériques. Tout se présente donc comme si les cystigènes provenaient de la transformation des cellules initiales du funicule, cellules restées au centre, ou cellules périphériques et, dans ce cas, glissant progressivement au centre du funicule. Le funicule prend donc progressivement l'aspect définitif d'un tube mésodermique limité par un épithélium plat périphérique et contenant en sa cavité axiale un cordon de cystigènes. Les cystigènes sont des cellules du funicule.

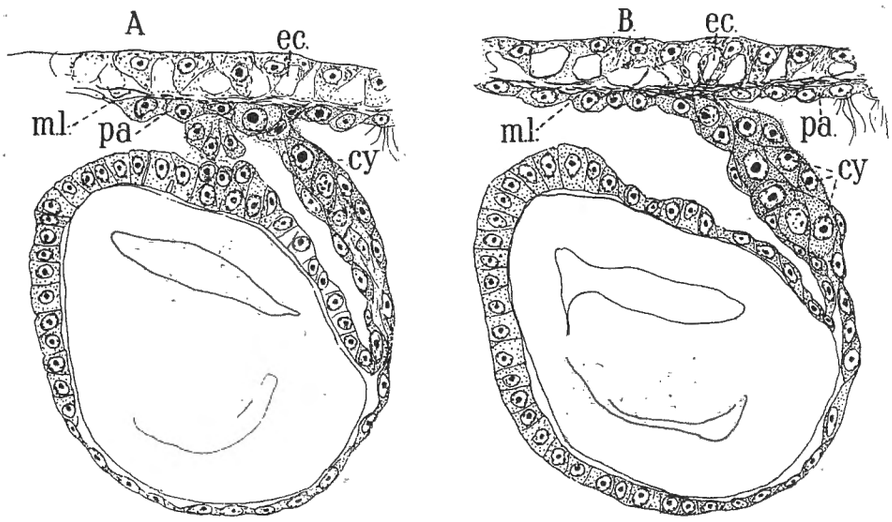


FIG. 14. — *A* et *B*. Deux coupes sagittales successives d'un même bourgeon adventif de *Plumatella fungosa*, montrant le funicule au stade où se forment les cystigènes (*cy.*). — *f.* = funicule; *ec.* = ectoderme; *m.l.* = muscles longitudinaux; *pa.* = pariétopleure.

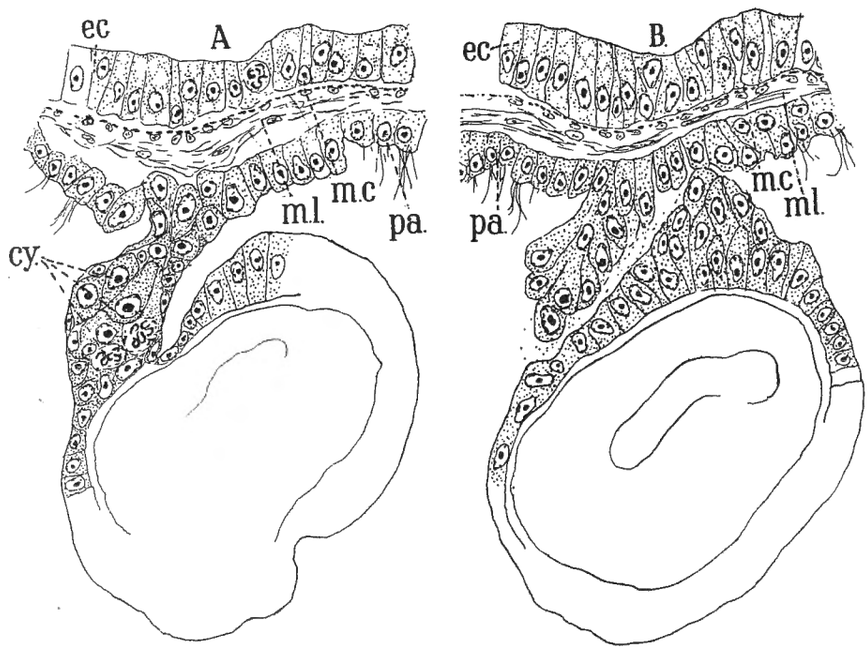


FIG. 15. — *A* et *B*. Coupes sagittales successives d'un bourgeon adventif de *Plumatella fungosa*, montrant le funicule où se forment les cystigènes et l'attache funiculaire à la pariétopleure. — *pa.* = pariétopleure; *ec.* = ectoderme; *m.c.* = muscles circulaires; *m.l.* = muscles longitudinaux; *cy.* = cystigènes.

Elles réacquièrent leurs caractères embryonnaires, en subissant un accroissement cytoplasmique et nucléaire, tout comme le feraient des oogonies dans un feuillet germinal. Cette transformation par accroissement des cystigènes répond à des nécessités physiologiques locales, inconnues, mais qui s'étendent à toute cette région, car des cellules pariétopleurales de la base funiculaire peuvent, elles aussi, présenter des modifications semblables, et c'est ce que montre notamment la figure 14, A, où l'on voit une cellule identique aux cystigènes dans la pariétopleure, au point d'attache du funicule et près du collet du bourgeon. Les cystigènes se sont donc formés en place aux dépens des cellules mésodermiques funiculaires.

Les figures 15, A et B nous donnent un autre aspect que peut prendre le funicule, à ce moment particulier où apparaissent les premiers cystigènes.

Le funicule est court et large, étroit à son attache, gonflé en sa région proximale. Il est en continuité avec la pariétopleure, d'une part, et le feuillet périphérique du bourgeon. La pariétopleure est bien détachée de l'ectoderme, par les deux couches musculaires particulièrement nettes en cette préparation et sans interruption aucune. L'ectoderme ne présente aucune particularité à ce niveau. Par l'examen des deux coupes intéressant le funicule, il ne peut être question d'une migration de cellules ectodermiques dans le funicule.

Cependant, les cellules cystigènes ont fait leur apparition. Conformément à ce que nous avons dit, elles dérivent des cellules mésodermiques initiales du funicule, cellules centrales ou cellules périphériques. Elles se forment dans le funicule par accroissement nucléocytoplasmique de la périphérie vers le centre, et de la base vers le point d'attache cystidial. Les cystigènes occupent déjà le centre du funicule et y prolifèrent dans la région proximale; elles sont en voie d'accroissement dans la région voisine du point d'attache.

La figure 16 nous donne encore un autre aspect du funicule au même stade. En coupe sagittale, le funicule a la forme d'une urne. Le gros bout distal se rétrécit brusquement au contact avec la pariétopleure; la continuité des éléments musculaires, la régularité des cellules

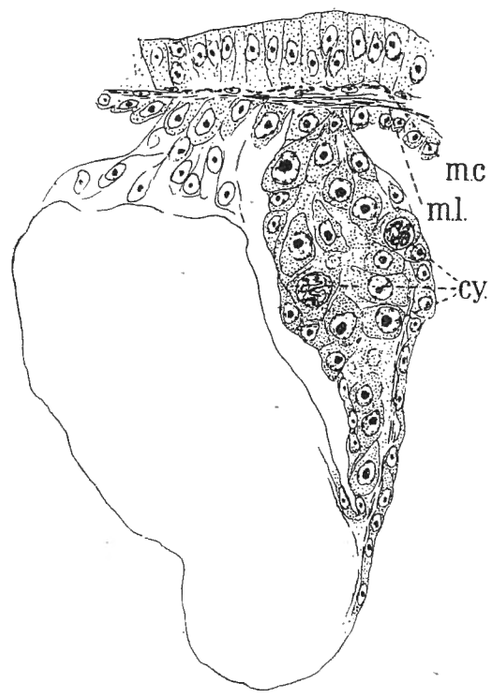


FIG. 16. — Coupes sagittales d'un bourgeon adventif montrant le funicule au même stade que les figures 14 et 15 (*Plumatella fungosa*).

ectodermiques ne permettent en aucune manière l'idée même d'une migration possible de cellules ectodermiques vers le funicule.

Par contre, on voit dans la région renflée les cellules cystigènes. Le funicule a plus nettement que précédemment l'aspect d'un tube limité extérieurement par un épithélium mince. La cavité axiale se remplit de cellules cystigènes, notamment dans la région moyenne et supérieure, où elles sont en prolifération. Dans la région basilaire distale, les cystigènes grossissent en se séparant du feuillet périphérique mésodermique dont ils dérivent.

En résumé, les figures 12, 13, 14, 15 et 16 montrent l'évolution continue du funicule. Au fur et à mesure qu'il s'allonge et que son point d'attache s'écarte de la région du collet, corrélativement à la croissance du bourgeon, le funicule, d'abord massif et homogène, prend la disposition d'un tube limité périphériquement par un épithélium plat. Les cellules cystigènes dérivent des cellules initiales du funicule et notamment de son feuillet périphérique, par accroissement nucléo-cytoplasmique, comme le feraient des oogonies dans le feuillet germinal ou dans la cavité ovarique; ce processus se fait de la région proximale vers la région distale. Nous n'avons jamais observé, dans nos préparations, de migrations venant de l'ectoderme vers le funicule.

Les figures 17, A et B représentent les deux coupes successives intéressant le funicule d'un bourgeon plus avancé dont le bourgeon de dédoublement est au stade didermique. Le funicule s'écarte de plus en plus, ventralement, de la région

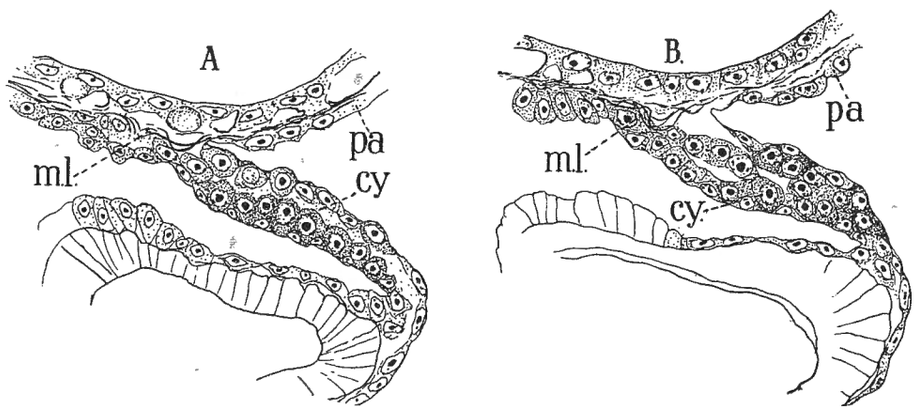


Fig. 17. — *A* et *B*. Coupes sagittales d'un même bourgeon adventif à un stade plus avancé : le funicule s'écarte de la région du collet. La face proximale du funicule devient plus active dans la formation des cystigènes. — *m.l.* = muscles longitudinaux; *pa.* := pariétopleure; *ec.* = ectoderme.

du collet, qui n'est plus entamée par les coupes considérées. Il prend sa configuration définitive de tube mésodermique dont l'épithélium périphérique se continue par la pariétopleure à sa base d'attache distale, et, d'autre part, avec le feuillet périphérique du bourgeon. L'allongement de ce dernier fait que le funicule paraît

plus incliné sur la paroi cystidiale. Les cellules cystigènes se rangent dans la cavité axiale. L'épithélium funiculaire reste actif et continue à former de nouveaux cystigènes, mais il présente une différenciation, qui ira en s'accentuant, entre la face distale et la face proximale. Cette dernière qui fait face au bourgeon funiculaire est beaucoup plus active dans la formation des cystigènes. Ils y sont beaucoup plus abondants et intimement associés aux cellules aplaties du feuillet périphérique. Le feuillet distal se libère en quelque sorte de la fonction cystigène; il participera, par contre, à la constitution des muscles funiculaires. La fonction cystigène est réservée à la paroi proximale basophile. Ajoutons qu'à ce stade, pas plus que précédemment, on ne peut voir dans la région de l'attache pariétopleurale du funicule, d'émigration de cellules ectodermiques. Les couches musculaires sont continues, quoique des fibres présentent des flexions accentuées au niveau du tube funiculaire. Ces flexions sont dues aux contractions du funicule lors de la fixation et nullement à la pression de cellules ectodermiques migratrices. D'autre part, l'ectoderme ne présente rien qui puisse faire croire à une telle migration. Les cellules y sont vacuolaires et ont leur disposition et leurs caractères normaux.

La différenciation entre la région proximale et distale du funicule s'accentue dans les stades plus avancés. C'est ce que l'on peut voir dans la figure 18. L'allongement du bourgeon est plus rapide que le déplacement de l'attache

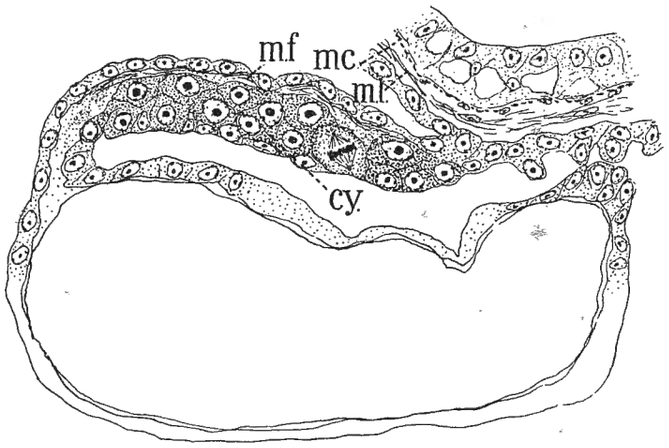


FIG. 18. — Coupes sagittales dans un funicule montrant la distinction entre la face proximale où se forment les cystigènes, et la face distale où se différencient les muscles du funicule (*m.f.*). — *m.c.* = muscles circulaires; *m.l.* = muscles longitudinaux.

funiculaire le long de la pariétopleure. Le funicule est donc très incliné vers la paroi cystidiale.

La région distale de la paroi funiculaire constitue un épithélium plat où se différencient les fibres musculaires longitudinales du funicule. Par contre, la

face proximale, correspondant à la concavité de la trajectoire funiculaire, conserve son activité de prolifération intense.

On y voit les cellules se détacher des cellules épithéliales, tout en subissant les transformations nucléoplasmatiques déja signalées, et qui viennent remplir la cavité axiale funiculaire considérablement élargie. Ici encore, point de migration ectodermique pour les raisons déjà signalées.

Cependant, au stade actuellement considéré, le funicule peut présenter encore divers aspects qui confirment cependant les conclusions précédentes.

Les figures 19, A et B nous donnent un funicule et son attache, où, sans qu'il y ait migration de cellules ectodermiques, des cystigènes apparaissent dans la cavité axiale funiculaire, en connexion étroite avec l'épithélium périphérique.

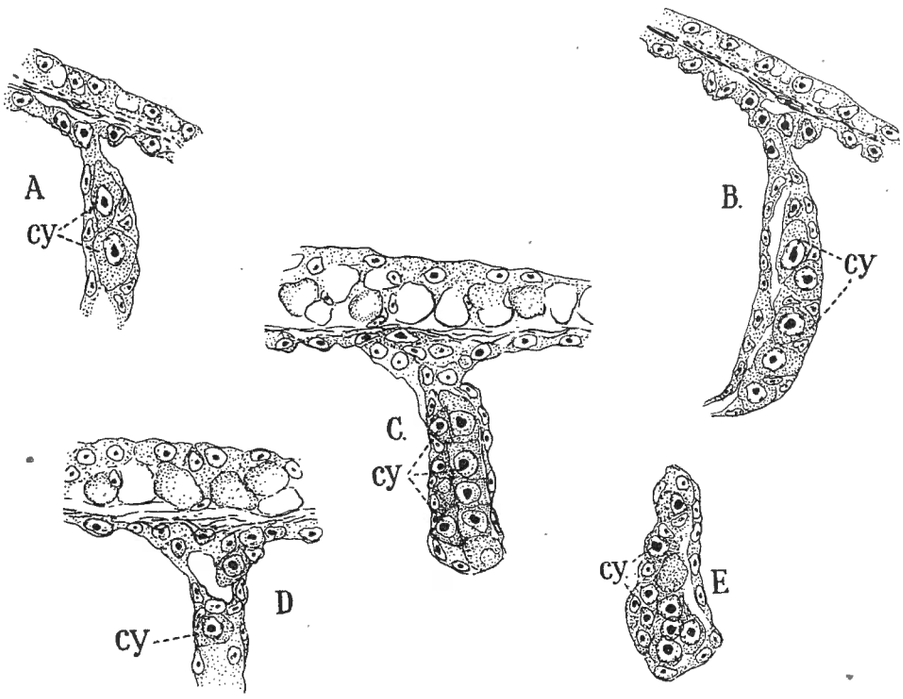


FIG. 19. — Coupes sagittales de deux funicules : *A* et *B*, montrant, d'une part, l'attache pariétopleurale, et la disposition des cystigènes du funicule; *C*, *D*, *E*, montrant les mêmes structures dans un autre funicule.

S'il se présente une différenciation entre la région proximale et distale du funicule d'après la topographie de la préparation, c'est la face distale, ici, qui semble participer plus activement à la formation des cystigènes.

D'autre part, ainsi que le montre la figure 9, C, D et E, les cellules cystigènes peuvent se superposer en une file régulière dans la cavité cystidiale, reproduisant ainsi certaines figures classiques de BRAEM.

Cette disposition est reprise par les cystigènes centraux les plus diffé-

renciés; mais en examinant plusieurs coupes successives intéressant le funicule sur toute son épaisseur, on constate que d'autres cystigènes se forment aux dépens du feuillet périphérique et viennent se placer le long de la première lignée. Cette disposition dépend de la dilatation de la cavité funiculaire, qui peut ne pas correspondre nécessairement à l'intensité de la formation des cystigènes.

Conclusions. — Au cours de la croissance du bourgeon et du funicule, le déplacement de ce dernier le long de la paroi ventrale se fait plus lentement que l'allongement du bourgeon. Il en résulte que le funicule s'incline sur la paroi cystidiale; il se trouve ainsi entre cette dernière et le bourgeon et prend la forme d'un tube.

La région proximale de l'épithélium funiculaire faisant face au bourgeon présente seule une grande activité de prolifération et produit les cystigènes, qui viennent se disposer dans la cavité funiculaire dilatée, en plusieurs rangées longitudinales et irrégulières d'ailleurs. La face distale, faisant face à la paroi cystidiale, forme un épithélium plat, où apparaissent les fibres musculaires longitudinales du funicule.

Les figures 20, A et B correspondent à deux coupes sagittales de la région médiane d'un même funicule. Le bourgeon auquel ce funicule appartient est très avancé; c'est un jeune polypide; son organogénèse est terminée et bientôt le lophophore s'épanouira du sommet d'un nouveau rameau cystidial. Corrélativement à la croissance du bourgeon, le funicule s'est fortement écarté du collet (région orale du jeune polypide); quoiqu'il ne soit pas à sa position définitive, il forme avec le bourgeon un angle de 45°. Dans le secteur que l'attache funiculaire a décrit pour occuper la position actuelle, le bourgeon de dédoublement a pris place en s'écartant lui-même du bourgeon-souche, et ce bourgeon de dédoublement ainsi individualisé présente à son tour son propre bourgeon de dédoublement et son propre funicule. Les figures 20, A et B nous montrent l'état histologique du funicule après cette période de croissance. C'est un tube mésodermique nettement délimité par un épithélium périphérique continuant la splanchnopleure du jeune polypide, d'une part, et se fixant, d'autre part, à la pariétopleure cystidiale. Au point d'attache de la paroi cystidiale, les cellules pariétopleurales sont hautes, prismatiques, constituant une sorte de disque de fixation du funicule. Dans les préparations, par suite de la contraction, ce disque de fixation funiculaire et pariétopleurale s'est quelque peu détaché de l'ectoderme et des couches musculaires.

Dans la cavité funiculaire, les cystigènes se juxtaposent en files plus ou moins régulières. Toutefois, à la base, la disposition des cystigènes est plus simple et plus primitive. C'est que la région basilaire distale du funicule est la plus jeune. Le funicule s'accroît, en effet, par sa région basilaire distale, au cours de son déplacement le long de la paroi cystidiale. Conséquemment, l'évolution des cystigènes est d'autant plus avancée que l'on se rapproche de la région proximale. C'est là d'ailleurs qu'apparaît la première ébauche du premier stato-

blaste, ainsi que nous le montrent les figures 20, A et B. Ultérieurement, ce gradient dans l'histogénèse des statoblastes se manifestera par le fait que les statoblastes seront d'autant plus jeunes qu'ils seront plus près de l'attache distale; celle-ci conserve toujours son état initial typique pendant toute la croissance du funicule. Les cystigènes ont gardé leur aspect de grosses cellules embryonnaires sans différenciation. Ils sont toujours en division active et restent adhérents au feuillet proximal, tandis que le feuillet distal recouvre le faisceau des fibres longitudinales. Dans les figures 20, A et B nous trouvons donc la première ébauche du statoblaste, dans la région la plus proximale du funicule. Des cysti-

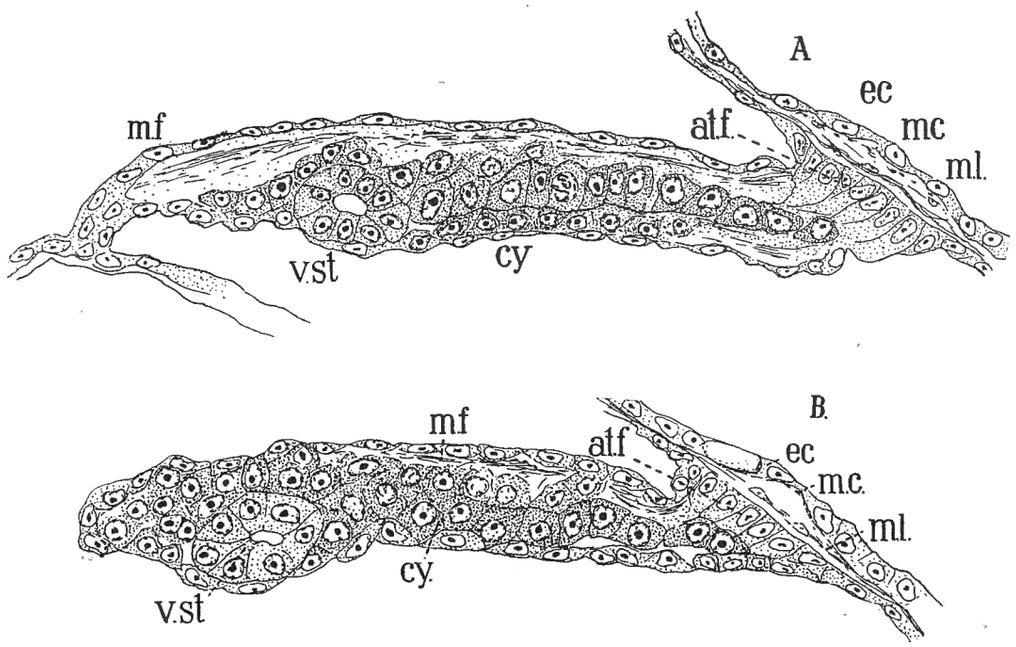


FIG. 20. — *A* et *B*. Coupes sagittales passant par deux plans d'un funicule, destinées à montrer l'attache pariétopleurale du funicule (*at.f.*); la disposition des cystigènes (*cy.*); la face distale du funicule avec ses différentiations musculaires (*m.f.*); l'apparition de la première vésicule statoblastique à l'extrémité proximale du funicule (*v.st.*). — *m.c.* = muscles circulaires; *m.l.* = muscles longitudinaux.

gènes se sont groupés en un petit massif sphérique, qui, dans l'exemple représenté, s'est déjà creusé d'une cavité, de façon à former une petite vésicule statoblastique. Celle-ci fait hernie sur la face proximale, dans la concavité de la trajectoire du funicule, en refoulant l'épithélium périphérique.

D'autres cystigènes viennent se loger sous la vésicule statoblastique. Ils sont identiques aux autres, mais deviennent les cellules deutoplasmiques du statoblaste.

En conséquence, les cellules de la vésicule statoblastique qui constitueront l'épiderme et les cellules deutoplasmiques qui donneront le mésoderme sont identiques. Elles appartiennent toutes deux aux cystigènes accumulés dans la cavité funiculaire. Ici encore, la différenciation se fait sur place, fonction de la

position que ces cellules vont occuper dans la cavité du funicule et pour des raisons inconnues encore. Il est possible d'ailleurs qu'un certain nombre de cellules deutoplasmiques dérivent du feuillet funiculaire au point de formation de la vésicule statoblastique, comme le décrivait Braem, et ainsi qu'on peut l'interpréter dans une certaine mesure, d'après nos dessins et préparations. C'est-à-dire que parmi les cellules cystigènes il sera fait deux parties, les unes constituant la vésicule, les autres les cellules deutoplasmiques du futur statoblaste. Plus distalement, nous retrouvons les cystigènes entassés et en voie de division, se continuant vers la base par une seule rangée dans la région tout à fait distale.

L'évolution du funicule, amorcée au stade précédent, s'intensifie à un stade plus avancé, tel que celui représenté par la figure 21. Elle correspond à une coupe sagittale qui, sans passer par l'attache proximale au polypide, entame cependant le funicule sur toute sa longueur.

Le funicule a son aspect définitif : sur sa face proximale concave il présente des hernies correspondant à chacun des statoblastes et d'autant plus importantes que ceux-ci sont plus développés, c'est-à-dire plus proximaux. Le long de l'épithélium distal se constitue le faisceau de muscles funiculaires. L'attache du funicule à la paroi cystidiale a le caractère qu'elle avait au stade précédent, étant constituée par un disque de cellules pariétopleurales cylindriques, se continuant d'ailleurs par l'épithélium funiculaire. La formation des statoblastes, qui débutait au stade précédent dans la région proximale, s'étend à tout le funicule; on peut voir, en effet, quatre ébauches statoblastiques, la quatrième étant la moins avancée, et la plus distale, la troisième, coupée très tangentiellement, la première étant la plus développée.

A la base distale du funicule, la première ébauche statoblastique est moins avancée que ne l'était celle du premier statoblaste au stade précédent : les cystigènes sont à peine groupés en massif. Par contre, le premier statoblaste a ses éléments formés. Par suite de la dilatation qu'il imprime au feuillet funiculaire, il paraît logé dans une enveloppe particulière. La vésicule s'accroît, mais, au fur et à mesure de sa croissance, elle devient ellipsoïdale, en s'aplatissant progressivement comme si elle s'écrasait entre le feuillet périphérique et la masse des cellules deutoplasmiques, qui sont nettement différenciées.

Alors que les cellules de la vésicule statoblastique, en se multipliant, diminuent progressivement de taille, les cellules deutoplasmiques, au contraire, se dilatent de plus en plus et sans se multiplier beaucoup; leur dilatation coïncide avec l'accumulation, dans leur cytoplasme, d'inclusions deutoplasmiques nombreuses.

Les cellules deutoplasmiques, au stade envisagé, sont grosses et fortement granuleuses. Elles deviennent bientôt énormes et fortement tassées; elles seront enveloppées par la vésicule, comme dans une double enveloppe, l'extérieure constituant la cuticule bivalve protectrice, l'intérieure devenant l'épiderme du cystide statoblastique dont la cavité est oblitérée par les grosses cellules deutoplasmiques.

L'épiderme du cystide est donc, en fait, la moitié de la vésicule statoblastique initiale qui, en entourant le massif deutoplasmique, s'est invaginée en quelque sorte sous la moitié externe. C'est cet épiderme qui donnera le premier polypide. En conséquence, les cellules régénératrices du cystide statoblastique, proviennent des cystigènes du funicule, lesquels dérivent par accroissement nucléoplasmatique des cellules mésodermiques initiales qui constituent le funicule. Il faut signaler qu'Oka n'a pas observé de migration de cellules ectodermiques dans le funicule. D'autre part, M^lle^ Aen den Boom (1), dans un travail récent, a montré l'origine mésodermique funiculaire des cystigènes; nos observations confirment et complètent les siennes.

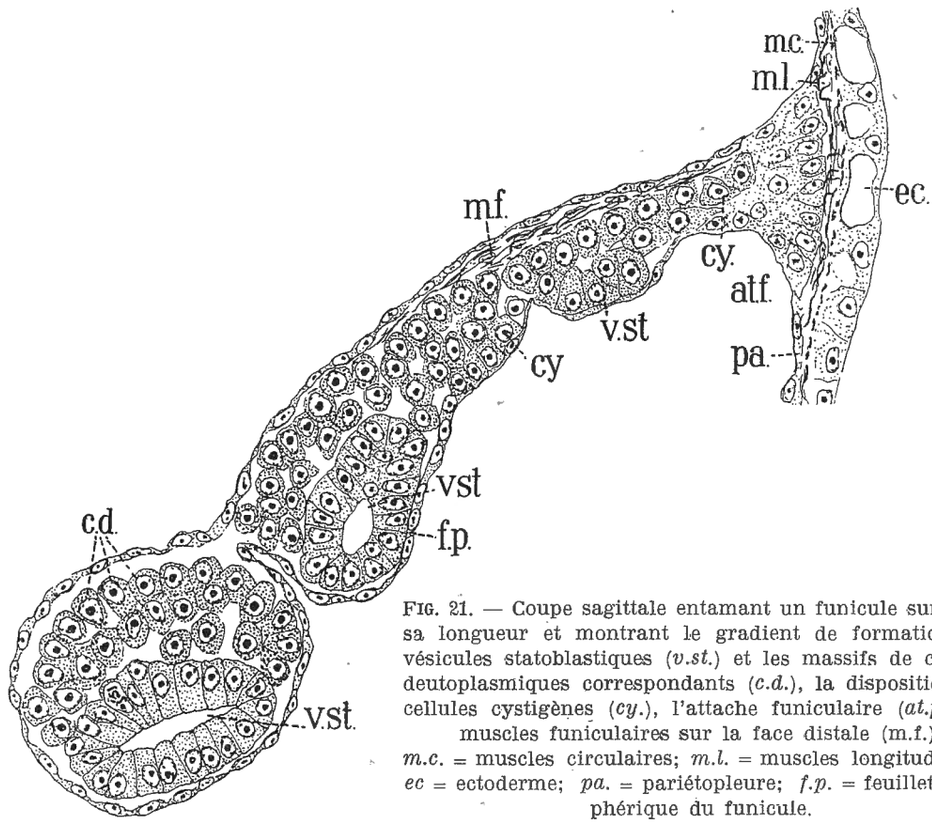


FIG. 21. — Coupe sagittale entamant un funicule sur toute sa longueur et montrant le gradient de formation des vésicules statoblastiques (*v.st.*) et les massifs de cellules deutoplasmiques correspondants (*c.d.*), la disposition des cellules cystigènes (*cy.*), l'attache funiculaire (*at.f.*), les muscles funiculaires sur la face distale (m.f.).
m.c. = muscles circulaires; *m.l.* = muscles longitudinaux; *ec* = ectoderme; *pa.* = pariétopleure; *f.p.* = feuillet périphérique du funicule.

III. — CONCLUSIONS GENERALES

A. — Le statoblaste des Phylactolémates : développement ontogénétique et blastogénétique.

Le statoblaste des Phylactolémates est un cystide. Comme tout cystide, il bourgeonne un ou deux polypides initiaux. Chez les *Fredericella*, deux polypides se constituent. C'est-à-dire que du cystide statoblastique initial deux cystides se formeront, point de départ des deux rameaux divergents de la colonie.

Ainsi, dans le cas du statoblaste, la formation du cystide devance l'apparition du bourgeon polypodial selon la règle générale aux Gymnolémates. Autrement dit, le statoblaste des Phylactolémates correspond à l'hibernacula des *Paludicella*. Il est inutile et impossible d'ailleurs de rapprocher d'une façon plus profonde l'hibernacula et le statoblaste.

Braem (8) voulait, d'autre part, ramener le statoblaste des Phylactolémates ou *Kapselknospe* des *Paludicella*. Les *Kapselknospen* sont des particularités des *Paludicella* consistant en l'apparition d'une encoche latérale de la paroi cystidiale; encoche qui s'isole en un petit cystide entouré d'une enveloppe chitineuse. Par une série de schémas, Braem (8) explique la formation du statoblaste comme étant celle d'un *Kapselknospe* s'édifiant, non plus en contact avec la paroi cystidiale, mais dans le funicule. Cette explication très spécieuse ne pourrait se soutenir qu'à la condition d'admettre que la vésicule de cystigènes soit homologue à l'encoche ectodermique. On sait que Braem (4-8) et Von Buddenbrock (25) admettaient l'origine ectodermique des cystigènes par migration de cellules de l'ectoderme dans le funicule; cette migration de cellules ectodermiques dans le funicule ne se produit pas. L'argument fondamental en faveur du rapprochement du *Kapselknospe* et du statoblaste disparaît. Le *Kapselknospe* est un cystide particulier, hivernant, des *Paludicella*. Le statoblaste en est un autre.

C'est le seul point commun à établir entre statoblastes, *Kapselknospe* et hibernacula. Ce sont trois modes différents de formation de cystides hivernant et qui n'ont aucun rapport phylogénétique. Ils dénotent simplement les potentialités multiples dont disposent ces organismes pour réaliser la même fin.

Entre ces trois cystides hivernants existe même une différence fondamentale, écartant tout rapprochement : c'est que les hibernacula, les *Kapselknospen* s'édifient en rapport étroit avec la paroi cystidiale, sous la forme de diverticule ou d'encoche, s'isolant, selon les processus essentiellement identiques à la formation de tout cystide normal de la colonie. Par contre, le statoblaste est indépendant de la paroi du cystide, puisqu'il apparaît dans le funicule. Le statoblaste est destiné à être libre. Il se rapproche plus du cystide fondateur larvaire. Il réalise la même destinée. S'il contribue à la protection de l'espèce, il en assure aussi la dissémination.

C'est-à-dire qu'indépendamment des particularités propres à chacun, le développement embryonnaire aux dépens de l'œuf et le développement blastogénétique aux dépens des cystigènes du funicule arrivent au même résultat, un cystide fondateur. Il en est de même pour tout bourgeonnement libre, de dissémination, celui des Tuniciers (9) ou des éponges (9*b*), par exemple.

L'organogénèse blastogénétique, l'organogénèse ontogénétique suivent des processus différents, mais arrivent au même but.

L'œuf n'est donc pas seul capable de porter les potentialités héréditaires de l'espèce; il n'est pas seul à préparer, par son évolution si caractéristique, les possibilités organogénétiques. Les cystigènes y concourent au même titre.

L'œuf d'origine mésodermique subit les accroissements prémorphogénétiques en rapport avec les nécessités et les complications de la fécondation, c'est-à-dire de la reproduction sexuée. Les cystigènes, également d'origine mésodermique, se préparent à leur destinée organogénétique en subissant une différenciation caractéristique, en reprenant leur état embryonnaire, en présentant un accroissement nucléo-plasmatique rappelant un peu celui des oogonies. Ils ne peuvent toutefois les manifester que s'ils se groupent en petits massifs, pareils à des formations morulaires, à partir desquelles s'édifie chaque cystide statoblastique. L'œuf, par contre, est une cellule énorme qui se segmente pour prendre cette structure morulaire, point de départ de l'organogénèse proprement dite.

Le développement à partir de l'œuf ne conduit pas directement à la formation du cystide; il présente des complications plus ou moins grandes chez les larves des Gymnolémates ovipares, moins prononcées chez les Gymnolémates vivipares, plus simplifiées encore chez les larves des Phylactolémates. Ces complications embryologiques, qui ont une signification phylogénétique, par la loi biogénétique des récapitulations ancestrales, sont donc propres à l'œuf. Elles n'existent pas dans la blastogénèse. C'est-à-dire que l'œuf est plus riche en potentialités organogénétiques. Son développement se complique par rapport à celui de la reproduction asexuée. Il peut offrir des particularités secondaires, des condensations ou des accélérations embryonnaires qui masquent les phénomènes essentiels de l'organogénèse, laquelle se présente avec une plus grande simplicité dans la blastogénèse. Autrement dit, les phénomènes embryogénétiques si intéressants que l'embryologie animale révèle d'une façon remarquable dans l'œuf, ne correspondent pas nécessairement à l'allure essentielle de l'organogénèse. Celle-ci se présente comme le résultat de la régulation intercellulaire, due elle-même à des influences de contacts cellulaires ou hormonales et qui seules conditionnent réellement l'édification des tissus des organes et des organismes.

Ceux-ci se manifestent plus simplement encore dans la formation des nouveaux cystides de la colonie à partir d'une certaine zone de la paroi du cystide-souche. Ainsi toute cellule somatique porte en elle les potentialités embryonnaires et héréditaires, mais elles ne peuvent les réaliser que lorsque sont réunies des conditions physiologiques encore inconnues et qui ramènent les cellules somatiques à leur état embryonnaire et à leur activité de prolifération. Les phénomènes de régulation qui en résultent assurent alors le déroulement de l'organogénèse proprement dite.

B. — Germen et Soma : réserve embryonnaire.

Les cellules somatiques peuvent donc, dans certaines circonstances, réalisées dans plusieurs groupes zoologiques, récupérer leurs potentialités embryonnaires et édifier un nouvel organisme, représentant typique de l'espèce. Dans ces groupes, la distinction entre soma et germen devient difficile. Il en est notamment ainsi chez les Bryozoaires en général, les Phylactolémates en particulier.

Chez les Phylactolémates, la reproduction sexuée se manifeste au cours des mois de mai, juin et juillet. En ces moments, dans les zoïdes de la colonie apparaissent les gamètes. Les Phylactolémates sont hermaphrodites; les gamètes des deux sexes s'y forment aux dépens des cellules mésodermiques. Les œufs apparaissent, ainsi qu'il fut rappelé dans les considérations générales, entre le bourgeon adventif et la région orale du polypide. Ils proviennent de certaines cellules pariétopleurales.

Les spermatozoïdes, par contre, se différencient à partir des cellules mésodermiques du feuillet périphérique du funicule [Braem (4-7)-Marcus (19)] dans la région proximale de ce dernier, c'est-à-dire au voisinage du fond de l'anse digestive du polypide. Il en résulte que: 1° les gamètes se forment à partir de cellules peu différenciées sans doute, mais somatiques et mésodermiques; 2° que les cellules mères des gamètes se constituent en deux endroits différents du même cystide, n'ayant aucun rapport anatomique; 3° que l'apparition de ces gamètes ne se produit qu'à un moment déterminé du cycle biologique de la colonie, mais se manifeste alors dans la généralité des zoïdes.

Il ne peut donc être question chez les Phylactolémates de la continuité du germen dans le sens où l'entend la conception weismanienne de la dualité de l'organisme en soma et germen. En effet, d'après cette conception, le germen, seul dépositaire du patrimoine héréditaire et immortel, serait indépendant du soma mortel, dont il s'individualise dès le début du développement embryonnaire, en assurant seul la continuité de la vie et de l'espèce.

Il faut signaler toutefois que plusieurs biologistes ont cru reconnaître un tel processus de ségrégation précoce dans les bourgeons polypodiaux. Nous avons rappelé précédemment que Marcus (18-19) dans son dernier travail sur *Lophopus* admettant, sans la contrôler, la théorie de Braem d'une réserve embryonnaire, déclare que du massif embryonnaire destiné au bourgeon, un groupe cellulaire embryonnaire du feuillet mésodermique, s'isole dans le funicule, un autre à proximité du bourgeon même, pour donner, le premier les spermatogonies, le second les oogonies.. L'auteur ajoute que ces groupes germinaux ne peuvent être distingués des somatocytes du bourgeon qu'au moment de leur accroissement en oocytes ou en spermatocytes. Cette dernière réserve enlève à l'opinion de Marcus toute base objective.

Mais Faulkner (12*b*) est arrivé à des conclusions plus explicites. En effet, étudiant la formation de l'ovaire dans l'individu femelle sexué chez l'*Alcyonidium gelatinosum*, cet auteur tend à montrer que les cellules du germen se distinguent dès les stades de formation du bourgeon, sous la forme de néoblastes situés dans la région de prolifération. Ces néoblastes émigreraient au cours du développement entre le feuillet interne et le feuillet périphérique du bourgeon, pour venir se localiser à la base de l'anse digestive du polypide constitué, au point d'attache du funicule, toujours entre l'endoderme et la pariétopleure. Il en résulterait que lors du retour des cellules de la paroi bourgeonnante à l'état embryonnaire, une portion de cellules conservent cet état embryonnaire, restent indépendantes des somatocytes, deviennent des oocytes, réalisant dans la blastogénèse une

ségrégation précoce du germen et du soma, analogue à celle décrite dans certains cas d'ontogénèse.

Cette constatation de FAULKNER aurait un grand intérêt, si ses observations n'étaient contradictoires. Je reviendrai sur cette question dans un autre travail. Mais relevons qu'il resterait avéré que des somatocytes de la paroi du cystide seraient capables d'un retour au germen, ce qui correspond à notre point de vue.

Enfin, les dessins de l'auteur ne paraissent pas justifier les conclusions qu'il en tire.

La conception du germen continu et indépendant du soma se vérifie d'autant moins chez les Phylactolémates, que tous les zoïdes, de toute la colonie, qu'elle provienne du bourgeonnement ou de larves (c'est-à-dire des œufs fécondés), disparaîtront totalement au début de l'hiver. Seuls subsisteront les statoblastes. C'est donc sous forme de statoblastes que se manifeste la continuité de la vie chez les Phylactolémates. Ce sont les statoblastes qui assurent la pérennité de l'espèce. Or, les statoblastes proviennent de cellules régénératrices d'origine somatique.

A l'encontre des conclusions de BRAEM, nous croyons avoir montré qu'il n'y a pas de continuité de réserve embryonnaire. Il n'y a pas de réserve embryonnaire.

La conception de la continuité de la réserve embryonnaire fait pendant à la continuité du germen, sans en avoir, chez les Bryozoaires du moins, plus de réalité. Les cellules régénératrices des bourgeons polypodiaux, quels qu'ils soient, proviennent des cellules ectodermiques et des cellules pariétopleurales. Les cystigènes du funicule, responsables de la formation de l'épiderme et du mésoderme bourgeonnant du cystide statoblastique, se différencient dans le funicule aux dépens des cellules mésodermiques dont ce dernier est formé.

La continuité du germen ne se vérifie pas davantage chez les Phylactolémates.

De plus, d'après ce que nous avons dit précédemment, les gamètes, d'une part, les éléments régénérateurs, d'autre part, ne proviennent pas des mêmes somatocytes, quoique les endroits de formation coïncident quelque peu. Les œufs apparaissent dans la pariétopleure, tandis que les cellules régénératrices polypodiales sont en majorité d'origine ectodermique; les spermatozoïdes sont issus du feuillet périphérique du funicule; les statoblastes sont constitués par les cystigènes axiaux.

Enfin, les statoblastes assurent seuls la formation de colonies après l'hiver. Ce sont leurs cellules d'origine somatique qui présentent les caractères que l'on voudrait réserver seulement au germen d'après la théorie de Weismann; ils sont immortels, dépositaires du patrimoine héréditaire. Ceci n'est d'ailleurs pas propre aux Phylactolémates, puisque nous avons rappelé qu'il en est ainsi pour les bourgeons d'hiver des Clavelines, des Polyclinidae et les gemmules des Spongillidae. WESENBERG-LUND (26) signale que les Phylactolémates des régions nordiques perdent même la reproduction sexuée et ne donnent plus de gamètes. MARCUS (19), interprète l'observation de WESENBERG-LUND comme un retard

apporté dans la différenciation des gamètes, par la basse température des hautes altitudes et des régions nordiques et l'impossibilité dans laquelle se trouvent les larves d'accomplir un développement complet.

Les embryologistes ont cependant défendu la théorie de la dualité de l'organisme en soma et germen, en se basant sur des faits extrêmement intéressants, mis en évidence par des méthodes rigoureuses qui font honneur à leurs auteurs.

Ces faits peuvent se résumer de la façon suivante : l'œuf présente très tôt, avant la segmentation, une zone polaire cytoplasmique spéciale qui se localise dans les blastomères, de telle sorte qu'au cours des divisions de segmentation, ce cytoplasme, s'isolant progressivement, se situe exclusivement en certaines cellules. Celles-ci deviennent par là très distinctes; ce sont les cellules mères de la lignée germinale. Ces faits, connus chez les Rotifères Chaetognathes, les Crustacés, les Insectes et les Batraciens, se multiplieront certainement au fur et à mesure que se perfectionnera la technique et que s'aiguisera l'ingéniosité des expérimentateurs.

Ils peuvent être l'objet de deux interprétations : il faut y voir la preuve de la segrégation précoce du germen et par conséquent de son indépendance du soma; ou bien, l'existence d'un cytoplasme à déterminant germinal est un cas de localisation de territoires présomptifs tels que nous en montrent si souvent les œufs anisotropes. La première interprétation ne peut s'appliquer à tous les organismes et notamment aux Bryozoaires, ainsi que nous l'avons vu. La seconde interprétation nous paraît, au contraire, plus vraisemblable.

Bounoure (3), qui s'est fait un des défenseurs les plus convaincus de la conception weismanienne et qui a révélé un des exemples les plus démonstratifs du cytoplasme à déterminant germinal chez les Batraciens, s'est élevé contre le rapprochement possible entre le déterminant cytoplasmique du germen et les territoires cytoplasmiques morphogénétiques. Il invoque surtout le caractère cytologique si particulier que présentent les cellules germinales et leur pouvoir migrateur. Il est certain que les cellules germinales se distinguent nettement des autres cellules somatiques, mais ce n'est pas là une raison suffisante pour en déduire qu'elles sont indépendantes du soma; bien d'autres cellules somatiques ont les mêmes particularités, sans cesser d'être des cellules somatiques.

Nous persistons donc à croire que l'organisme n'est pas double. Il est une unité physiologique et structurale. Le germen est une différenciation embryologique conduisant à des fonctions précises, au même titre que toute autre différenciation histogénétique. Il est incontestable que cette différenciation histologique et cette orientation physiologique du germen sont extrêmement précoces dans certaines espèces, dans certains groupes. Il est possible même qu'elles soient générales chez les animaux qui ont conservé la seule reproduction sexuée. Nous avons déjà rappelé que l'œuf, par suite des phénomènes prémorphologiques dont il était le siège, présentait des accélérations embryologiques certaines dont l'anisotropie et les localisations de territoires présomptifs sont une des manifestations caractérisées. En cela il se distingue des bourgeons en général, quoique ceux-ci peuvent avoir des structures plus ou moins compliquées, par

suite de la présence d'ébauches à destinée organogénétique bien déterminée. Mais les œufs, comme les bourgeons, toutes choses étant égales, présentent, selon les groupes zoologiques, toute l'échelle des accélérations embryologiques et prémorphogénétiques. Les différenciations histogénétiques et particulièrement celles du germen peuvent être plus ou moins tardives.

Toute organogénèse est conditionnée, comme disait Roux, et comme Dalcq (10) l'a si bien synthétisé dans ses nouveaux ouvrages, par des processus prémorphogénétiques et des processus de régulation ou de corrélations épigénétiques, sur lesquels je suis revenu plusieurs fois déjà. Leur importance est inversement proportionnelle. De toute façon, dans la constitution d'un organe ou d'un tissu, les phénomènes de corrélations épigénétiques interviennent. Ils agissent presque exclusivement dans certains cas d'ontogénèse et de blastogénèse. La constitution des tissus somatiques aussi bien que du germen en dépend. Or, tous ces phénomènes de corrélation, d'intégration, de régulation épigénétiques résultent eux-mêmes d'actions physiologiques locales. Elles sont très difficiles à déterminer et souvent inconnues. Elles peuvent, entre autres choses, relever de l'influence des contacts cellulaires ou de l'influence hormonale. C'est-à-dire que le germen, comme les autres tissus somatiques, obéit aux mêmes lois organogénétiques du mécanisme embryonnaire. Comme ceux-ci, ils présentent une différenciation plus ou moins précoce ou plus ou moins tardive, dont les causes sont liées à des actions physiologiques locales, elles-mêmes fonction de l'ensemble de l'organisme.

C. — La zone de bourgeonnement dans un cystide de Phylactolémate.

Cette action physiologique locale qui règle les destinées morphogénétiques des cellules au cours du développement ou dans un organisme adulte est très manifeste, non seulement pour la différenciation des œufs, mais aussi pour la prolifération blastogénétique des cystidiales. Il fut souvent rappelé que les bourgeons polypodiaux ne se forment qu'en une zone bien déterminée du cystide-souche, zone située sur la paroi ventrale, non loin de la région orale du polypide fonctionnel. On peut tenter de montrer expérimentalement l'importance de la position de cette zone dans la formation des bourgeons, par une série de petites expériences. Elles consistent à faire en sorte qu'un bourgeon soit disposé, par rapport au polypide principal, sur la face dorsale du cystide.

Ces expériences simples sont trop brutales et trop peu analytiques pour en tirer des conclusions absolument définitives. Elles me paraissent cependant de nature à relever un fait : c'est que la fonction régénératrice n'est pas due à une qualité prémorphogénétique ou prédéterminée de certaines cellules, mais à une action épigénétique locale, fonction de l'ensemble de l'organisme atteignant ces cellules.

Les cystides issus de statoblastes de *Fredericella sultana*, placés dans les conditions signalées dans la note précédente, ont été sectionnés, à l'aide de ciseaux d'iridectomie, au moment où le polypide antérieur A est complètement

constitué et épanoui et où la paroi ventrale présente un bourgeonnement avancé muni de son bourgeon de dédoublement (C-B) et d'un second bourgeon adventif B′ ventral par rapport au polypide, dorsal par rapport au bourgeon avancé. La section est antérieure et vise à isoler la région lophophorale de l'anse digestive du polypide. Cependant, le niveau de la section n'est pas constant chez tous les individus qui peuvent être classés pour cette raison en deux groupes : 1° celui où le lophophore seul du polypide a été détaché; 2° celui où la grappe des trois bourgeons ventraux (C-B et B′) est isolée avec la région lophophorale (fig. **22**).

Pour les deux groupes il existe des résultats communs : le lophophore isolé se désagrège toujours sans aucune tendance à la régénération; la région postérieure du cystide régénère toujours au moins un polypide. Ceci étant acquis, les formes de la régénération peuvent être classées de la manière suivante :

I. — Lorsque la section n'isole que le lophophore du polypide A., deux cas peuvent se présenter :

a) Ou bien l'anse digestive du polypide A reste intacte et un nouveau lophophore se reconstitue aux

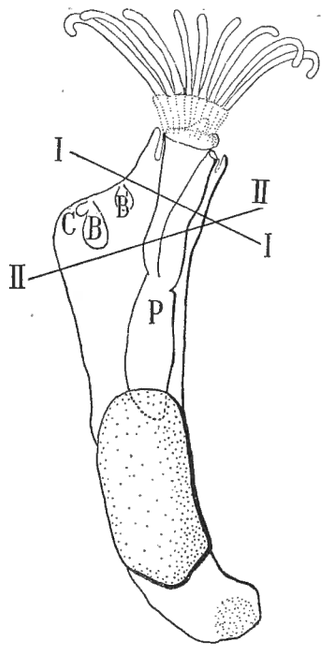


FIG. 22. — Schéma montrant les deux incisions d'un cystide statoblastique après l'épanouissement du premier polypide.

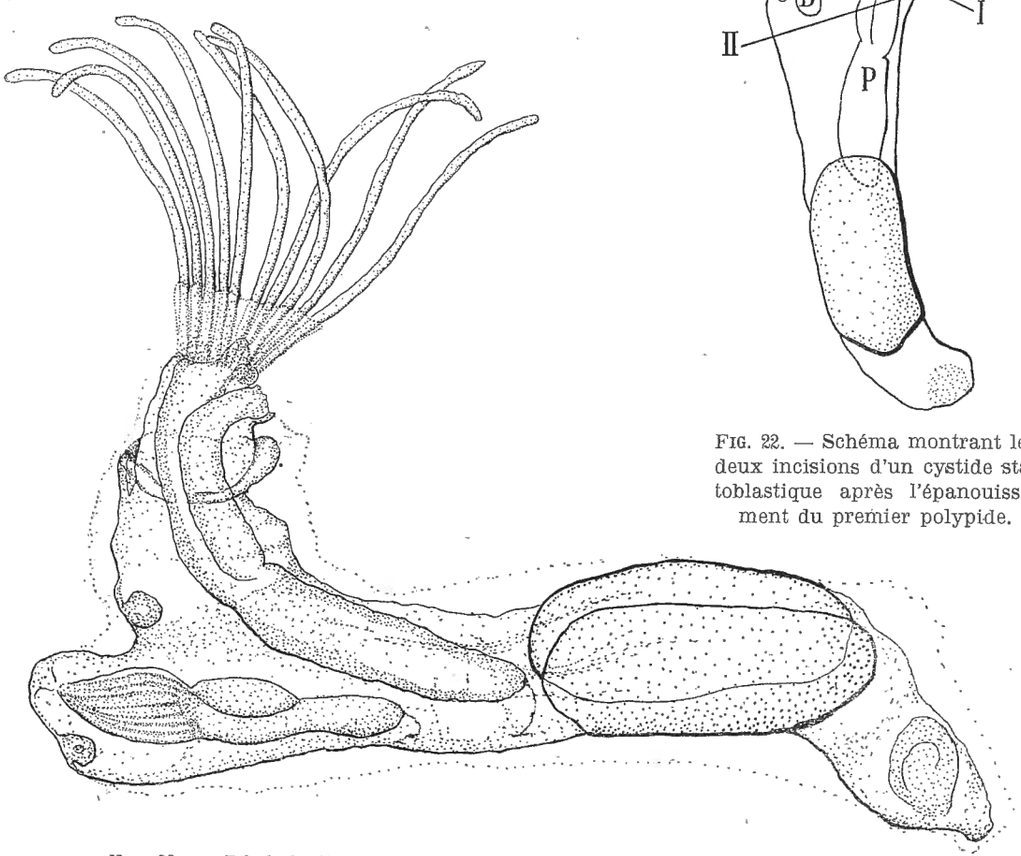


FIG. 23. — Régénération complète du systide statoblastique après section I-I.

dépens de la région orale du cystide, de telle sorte que le cystide régénéré présente exactement l'aspect du cystide initial avec polypide A épanoui, les bourgeons C-B et B′. Signalons toutefois que le bourgeon C de dédoublement s'est dégagé ventralement de B, lequel est très avancé et s'isole dans une nouvelle individualité cystidiale (fig. **23**);

b) Ou bien l'anse digestive du polypide de A régresse, se détache de la région orale du cystide et tombe dans la cavité centrale. Par contre, des trois bourgeons C-B et B′, B, qui est le bourgeon central le plus avancé, se développe et constitue le polypide du cystide régénéré. On constate alors que le bourgeon central C est vivant mais séparé ventralement du polypide B, tandis que le bourgeon B′, devenu expérimentalement dorsal par rapport au polypide principal, régresse (fig. **24**).

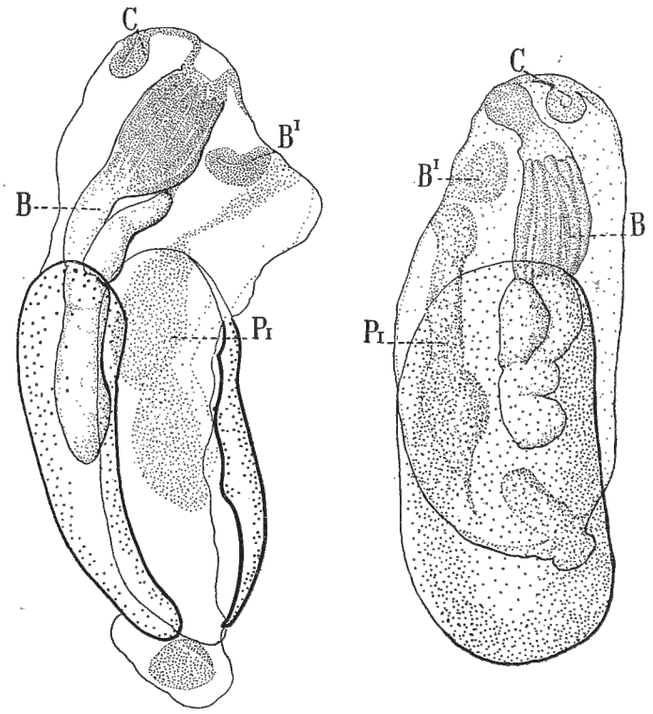


FIG. 24. — Régénération de deux cystides statoblastiques après désagrégation de l'anse digestive initiale (*PI*) consécutive à la section I-I. — *B* = bourgeon devenu polypide; *C* = bourgeon de dédoublement isolé; *BI* = Bourgeon adventif en régression.

II. — Lorsque la section plus profonde isole les trois bourgeons C-B et B′ avec la région lophophorale, les deux segments du cystide ainsi séparé régénèrent généralement.

A) *Segment antérieur.* — Par suite de la régression des éléments du lophophore, le segment antérieur cicatrisé forme une vésicule close didermique ecto-mésodermique, c'est-à-dire un petit cystide possédant trois bourgeons C-B et B′.

Le bourgeon B, central, le plus avancé, se développe et très souvent constitue un polypide complet, parfaitement épanoui, mais cependant plus petit qu'un polypide normal.

Le bourgeon de dédoublement C se sépare ventralement de B, reste intact, tandis que le bourgeon adventif B′, occupant la face dorsale du cystide par rapport au polypide B, régresse (fig. 25, 27, B, 28).

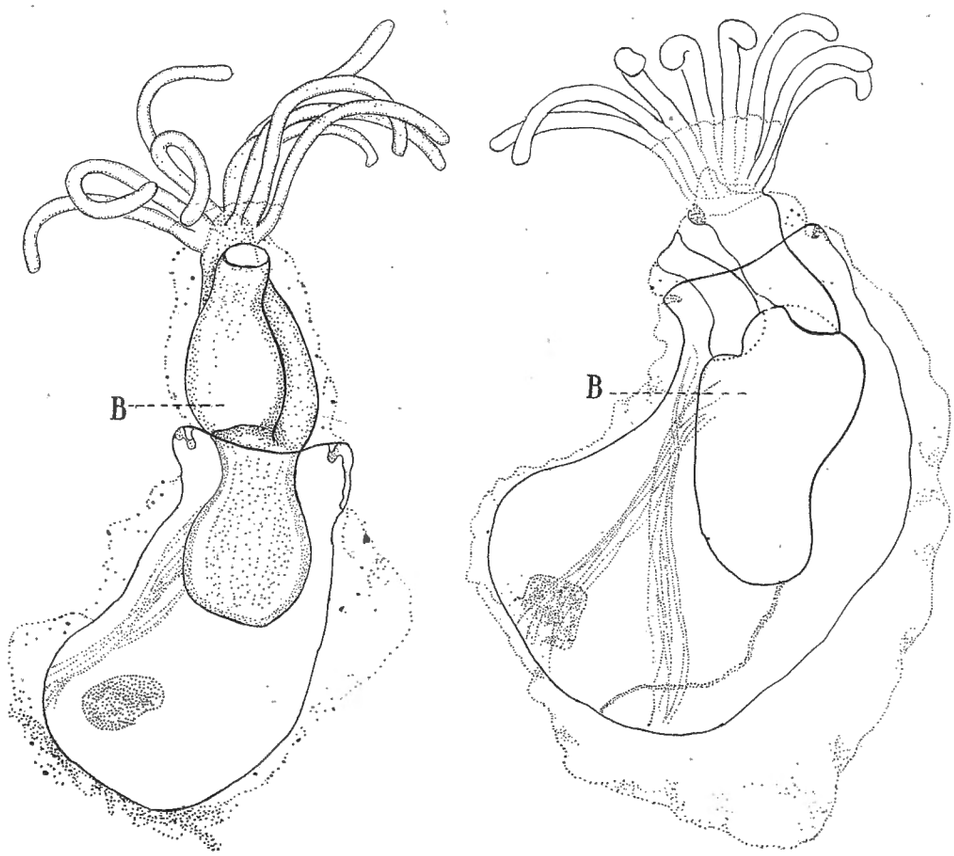


FIG. 25. — Régénération de la région antérieure de deux cystides statoblastiques, après section II-III. — *B* = Bourgeon devenu polypide ; le bourgeon adventif visible est le bourgeon *B′* en régression; *C* n'est pas visible sur les préparations.

B) *Segment postérieur*. — Le segment postérieur ne renferme que l'anse digestive du polypide A.

1° Ou bien l'anse digestive de A subsiste; un nouveau lophophore régénère aux dépens de la région cicatrisée du cystide correspondant à l'attache de l'œsophage, et ainsi se reconstitue un polypide complet; sur la face ventrale du cystide régénéré apparaît un bourgeon adventif ventral (fig. 26).

2° Ou bien l'anse digestive de A régresse, tombe dans la cavité centrale du cystide cicatrisé, lequel n'est plus en fait qu'une vésicule didermique ectoméso-

dermique. Un nouveau polypide se reconstitue complètement aux dépens de la zone cystidiale correspondant au point d'attache de l'ancien œsophage, selon un processus que BRAEM (6) a décrit.

Ce nouveau polypide est accompagné sur la paroi ventrale du cystide d'un bourgeon adventif (fig. 27, A).

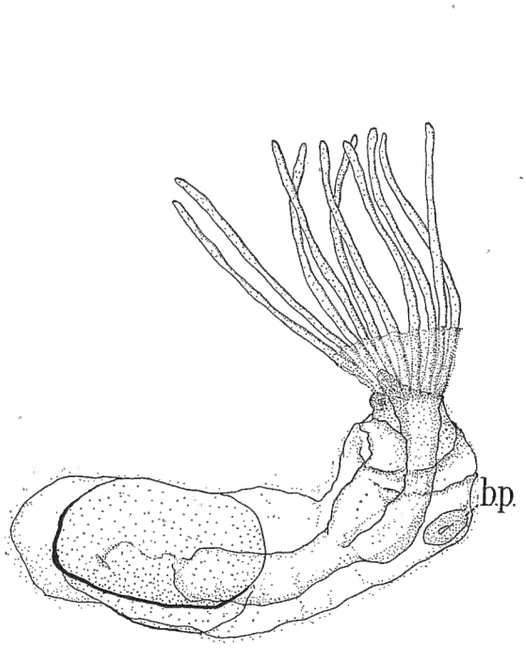


FIG. 26.

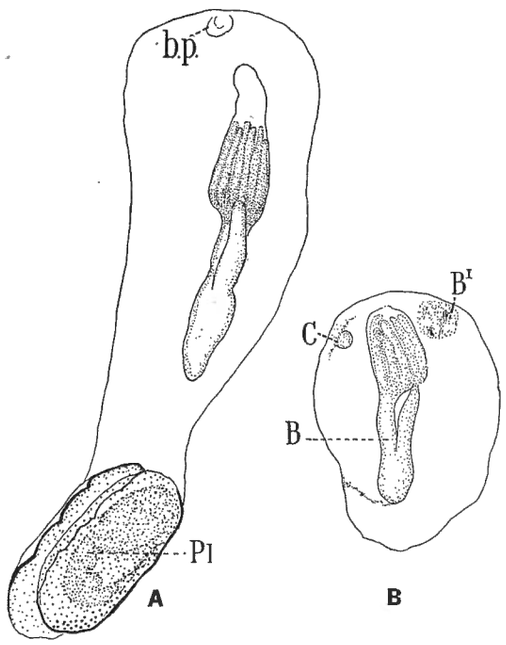


FIG. 27.

FIG. 26. — Régénération complète de la région postérieure d'un cystide statoblastique après section II-II. — *b.p.* = nouveau bourgeon polypodial, adventif.

FIG. 27. — **A.** Régénération d'un nouveau polypide dans le segment postérieur d'un cystide ayant subi la section II-II. — *PI* = l'anse digestive initiale en régression; *b.p.* = le bourgeon polypodial adventif nouveau. — **B.** Régénération du segment antérieur. — *B* = bourgeon devenu polypide; *C* = bourgeon de dédoublement isolé; *BI* = bourgeon adventif en régression.

CONCLUSIONS. — 1° Un polypide étant amputé de son lophophore peut régénérer un nouveau lophophore.

2° Le lophophore étant sectionné et l'anse digestive se détachant en se désagrégeant, un nouveau polypide peut regénérer dans le cystide cicatrisé aux dépens de la région cystidiale correspondant à l'attache de l'ancien œsophage en régression.

3° Lorsque, dans un cystide cicatrisé, un nouveau polypide se constitue, un bourgeon adventif apparaît normalement (cas II, *b*, 1, 2).

4° Les cas I, *b* et II, *a* sont les plus remarquables, car on se trouve en présence d'un cystide cicatrisé renfermant trois bourgeons (C-B et B′), où B. bourgeon central, reconstitue le polypide principal et où, par conséquent, C repré-

sente le bourgeon ventral normal, tandis que B′ occupe expérimentalement la région dorsale du cystide, c'est-à-dire une position contraire à celle qu'exige la loi du bourgeonnement normal.

Dans ces cas, C reste intact et vivant; B′ régresse toujours.

Ainsi se confirme expérimentalement que dans une individualité cystidiale quelconque, la paroi du cystide, ventrale par rapport au polypide principal, se trouve seule dans un état physiologique particulier, indispensable au bourgeonnement, condition qui ne se trouve jamais réalisée sur la face dorsale. Celle-ci proviendrait-elle même d'une portion ventrale d'un cystide initial, perd sa faculté de bourgeonnement dès qu'elle devient expérimentalement dorsale par rapport à un autre polypide, et le bourgeon qu'elle avait primitivement engendré ne tarde pas à mourir dans les conditions physiologiques qui lui sont imposées par suite de la disposition nouvelle. Il se confirme encore que le bourgeonnement répond à un état physiologique actuel se répétant sans cesse au cours de la croissance de la colonie et fonction de l'individualisation d'un cystide par rapport à un polypide principal donné.

D. — Le cystide et la loi d'apparition des bourgeons chez les Phylactolémates.

On ne peut donc envisager séparément le cystide et son polypide. Ils forment ensemble une unité physiologique.

Nous avons bien insisté sur le fait que la formation des bourgeons polypodiaux est due à l'activité de la paroi cystidiale. Mais celle-ci n'acquiert cette fonction ontogénétique qu'en un point déterminé, conditionné par la présence du polypide principal.

Nous avons défini précédemment le cystide adulte du Phylactolémate primitif, tel que celui des *Fredericella* Il possède un polypide fonctionnel, un bourgeon avancé (B) muni de son bourgeon de dédoublement (C) et d'un bourgeon adventif (B′).

Tout polypide, quel qu'il soit, dérive donc de la paroi cystidiale, ce qui est la règle générale à tous les Bryozoaires. Mais chez les Gymnolémates, ainsi que nous l'avons rappelé plus haut, le bourgeonnement débute en fait par la formation d'un cystide nouveau sous l'aspect d'un diverticule apico-dorsal du cystide-souche. C'est au cours de l'individualisation de ce diverticule cystidial que le bourgeon polypodial apparaît sur la face latérale. Chaque cystide individualisé, au cours de son accroissement, forme son polypide. Chez les Phylactolémates, exception faite des cystides statoblastiques et larvaires, un nouveau cystide ne s'individualise à la façon d'un diverticule du cystide-souche qu'après la formation du bourgeon polypodial.

C'est là une première forme de l'accélération du bourgeonnement polypodial chez les Phylactolémates. Il en est d'autres. Le cystide-souche, en effet, bourgeonne un second bourgeon polypodial (B′) avant que le premier ne soit déjà logé

dans son cystide propre. Enfin, lorsque le cystide nouveau se délimitera autour du premier bourgeon, celui-ci ne s'y logera pas seul, mais accompagné d'un bourgeon de dédoublement fixé à son collet. Ce bourgeonnement de dédoublement s'intensifie chez les *Plumatella* et les *Cristatella*. Il en résulte que le bourgeonnement de dédoublement n'est pas la forme typique du bourgeonnement des Phylactolémates, mais une particularité, importante sans doute, par l'intensité de prolifération des polypides qu'elle provoque : le bourgeonnement phylogénétique typique des Phylactolémates est le bourgeon adventif. Cette première conclusion enlève à la loi de Braem un de ses éléments importants.

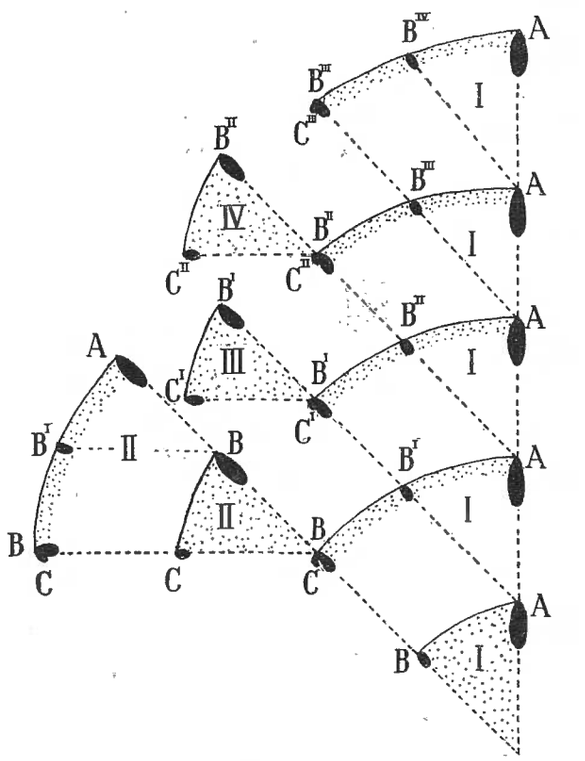


Fig. 28. — Schéma concrétisant le mode d'apparition des bourgeons polypodiaux et la formation des cystides (voir texte).

Il importe de signaler, en outre, qu'il n'y a pas chez les Phylactolémates un bourgeonnement centripète s'opposant à un bourgeonnement centrifuge. D'après Braem, les bourgeons de dédoublement ventraux sont centrifuges par rapport au bourgeon principal, tandis que les bourgeons adventifs sont centripètes, comme l'exprime le schéma représenté à la page 579. Mais ainsi qu'il résulte des faits décrits précédemment, les bourgeons adventifs sont centrifuges au même titre que les bourgeons de dédoublement. L'ensemble des bourgeons se déplace ventralement, par suite de la croissance de la paroi cystidiale, et si C s'écarte de B, B et B′ se sont déplacés aussi ventralement.

Si bien que lorsque B et C se seront logés en leur nouveau cystide, B′, continuant à s'éloigner de la région orale du polypide, un nouveau bourgeon adventif (B″) apparaîtra là où se trouvait initialement B′. Ainsi les bourgeons subissent progressivement une descente ventrale au cours de laquelle ils acquièrent leurs bourgeons de dédoublement, puis se logent successivement dans un diverticule cystidial propre, tandis qu'un nouveau bourgeon adventif apparaît pour prendre la place du précédent.

Il n'y a point de distinctions à établir entre les bourgeons principaux et les bourgeons intercalaires dans la formation de la colonie. Car tout bourgeon, quelle que soit son origine, aura la même destinée : il s'individualise, soit du collet d'un bourgeon-souche (s'il s'agit du bourgeon de dédoublement), soit de la paroi cystidiale (s'il s'agit d'un bourgeon adventif); il acquiert ensuite un bourgeon de dédoublement, puis se place dans un diverticule cystidial (son cystide propre) et constitue ainsi un rameau nouveau de la colonie.

La loi schématisée par Braem n'exprime pas le phénomène réel du bourgeonnement polypodial. De plus, elle ne tient pas compte du début de la formation de la colonie à partir du statoblaste ou de la larve et, par conséquent, elle est incomplète.

Nous avons vu précédemment que du statoblaste naissaient deux polypides opposés, l'un antérieur, l'autre postérieur, celui-ci plus tardif que le premier. Morphologiquement et physiologiquement, le cystide initial statoblastique, en s'accroissant, forme donc deux cystides correspondant à chacun des deux premiers polypides formés. Ils représentent la souche de deux rameaux initiaux divergents de la colonie.

Il nous suffira de suivre le cystide antérieur pour nous rendre compte de l'ordre d'apparition des bourgeons.

Pendant que le polypide A se développe, un bourgeon B adventif apparaît. Lorsque le cystide s'est accru, B, entrant en organogénèse, émet un bourgeon de dédoublement C, tandis que, entre B et la région orale de A, à une distance déterminée, le bourgeon adventif B′ apparaît.

Alors on voit B et C se loger dans un diverticule cystidial, qui devient le cystide propre de B. C s'écarte de B, acquiert son bourgeon de dédoublement, tandis qu'un bourgeon adventif apparaît entre C et la région orale de B; le cystide de B a atteint alors son développement complet.

Le phénomène recommencera pour C et son bourgeon de dédoublement (fig. 28).

Revenons au cystide initial de A, d'où le cystide de B s'est individualisé. Le bourgeon adventif B′ s'est déplacé ventralement, a acquis son bourgeon de dédoublement; un troisième bourgeon adventif se forme entre B′ et la région orale de A, (B″). Alors B′ et son bourgeon de dédoublement s'individualisent dans un cystide propre, qui acquerra à son tour son complet développement

avec son polypide principal B′ et les trois bourgeons polypodiaux. Le processus continuera. Enfin B″ suivra le destin de B′, et ainsi de suite.

Cet ordre de formation des bourgeons peut donc se schématiser, comme l'indique la figure 28.

En résumé : 1. Un cystide s'individualise autour d'un bourgeon avancé et de son bourgeon de dédoublement, devient adulte lorsque le bourgeon de dédoublement se sera écarté du bourgeon avancé et lorsqu'un bourgeon adventif apparaîtra entre le bourgeon avancé et la région orale du polypide.

2. Tous les bourgeons nés de la paroi ventrale du premier polypide statoblastique sont tous des bourgeons adventifs. Nous avons admis arbitrairement qu'il y en avait quatre : B′, B″, B‴, B⁗, sans que nous en ayons la preuve. Il est possible que le cystide-souche A ne vive pas aussi longtemps et ne puisse produire quatre bourgeons adventifs. La colonie, en effet, ne vit que par l'extrémité de ses rameaux; elle est morte à la base, laquelle n'est constituée que par des tubes de chitine remplis de statoblastes.

3. Mais les cystides qui se formeront ultérieurement seront des cystides correspondant à des bourgeons adventifs, typiques, aussi bien qu'à des bourgeons de dédoublement. On peut dire que chez *Fredericella*, l'apparition de ces cystides alterne. Chez les *Plumatella* et les *Cristatella*, le bourgeon de dédoublement prend une importance plus grande et domine le bourgeon typique adventif.

Ainsi, dans chaque cystide individualisé, la paroi ventrale présente une zone spéciale voisine de la région orale du polypide, dans un état physiologique particulier, ainsi que les expériences signalées précédemment l'ont mis en évidence, et favorable au bourgeonnement et à la croissance indéfinie.

Toute la colonie d'un Phylactolémate représente morphologiquement la région ventrale du cystide initial énormément accrue, mais dont la croissance s'accompagne sans cesse de bourgeonnements polypodiaux et de répartition d'individualités cystidiales, selon l'ordre et les processus signalés précédemment et que schématise la figure 28.

Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences,
Université libre de Bruxelles.

LISTE DES AUTEURS CITÉS

1. Aen den Boom, M., 1933, Contribution à l'étude de la reproduction asexuelle chez les Bryozoaires d'eau douce. (*Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*, t. IV, fasc. 2.)
2. Allman, L., 1856, A Monograph of the Fresh-water-Polyzoa. London Roy. Society.
3. Bounoure, L., 1934, Recherche sur la lignée germinale chez la Grenouille rousse aux premiers stades de développement. (*Ann. des Sciences naturelles. Zool.*, 10e série, XVII. Paris [Masson].)

4. Braem, F., 1890, Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. (*Bibliotheca Zoologica*, Heft VI. — Cassel.)
5. — 1897, Die geschlechtliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. (*Zoologica*, Heft 23. — Stuttgart.)
6. — 1908, Die geschlechtliche Entwicklung von *Fredericella sultana*. (*Zoologica*, Heft 52. — Stuttgart.)
7. — 1912, Die Knospung der statoblasten von *Pectinatella* und *Cristatella*. (*Zoologica*, Heft 67.)
8. — 1914, Die Knospung von *Paludicella*. (*Arch. für Hydrobiologie und Planktonkunde*, Bd. IX, Taf. XIV-XVI.)
9. Brien, P., 1930, Contribution à l'étude de la régénération naturelle et expérimentale chez les *Clavelinidae*. (*Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, t. LXI.)
   — 1932, Contribution à l'étude de la régénération naturelle chez les *Spongillidae*. (*Arch. Zool. expér. génér.*, LXXIX. Paris.)
10. Dalcq, 1935, L'organisation de l'œuf chez les Chordés. Gauthier-Villars. Paris.
    — 1935, La régulation dans le germe et son interprétation. (*C. R. Société de Biologie*, juin 1935.)
11. Davenport, 1891, Observations on Budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. (*Bulletin of the Mus. of Comp. Zool. a Harvard College*, Bd. XXII.)
12. Delage et Herouard, Zoologie concrète. — Les Vermidiens.
13. Hatschek, B., 1877, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig*, Bd. XXIX.)
14. Kafka, J., 1887, Die Süsswasserbryozoen Böhmen. (*Arch. f. naturwissenschft. Landesdurchforschung v. Böhmen*, Bd. VI.)
15. Korschelt et Heider, 1902-1910, Lehrbuch der vergleichenden Eintwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. (*Ungeschlechtiche Fortpflanzung und Regeneration.*)
16. Kraepelin, K., 1887, Die Deutschen Süsswasserbryozoen. I. (*Anatom. Systemat.* Theil. *Abhandl. des Naturwiss. Vereins.* Hambourg, Bd. X.)
    — 1892, Dergl. II. Entwicklungsgeschichte Theil. Ebenda, Bd. XII.
17. Lameere, Aug., 1931, Précis de Zoologie, vol. II. (*Institut zoologique Torley-Rousseau, Université libre de Bruxelles.*)
18. Marcus, 1925, Bryozoa, in : Schulze, P., Biologie der Tiere Deutschlands. Lieferung 14. Berlin.
19. — 1934, Ueber *Lophopus cristallinus* (Pall). (*Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, Bd. 58, Heft 4.)
20. Metschnikoff, K., 1867, Zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Thiere. VI. (*Bulletin de l'Acad. des Sc. de Saint-Pétersbourg*, Bd. XV.)
21. Nitsche, H., 1868, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. (*Arch. f. Anal. und Physiol.*)
22. Oka, A., 1891, Observations on Fresh-water Polyzoa. (*Journ. of the Coll. of Sc. Ing. Univ. Tokio*, Bd. IV.)
23. Reinhard, W., 1880, Zur Kenntnis der Süsswasserbryozoen. (*Zool. Anzeiger*, Bd. III.)
24. Seiliger, 1890, Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. (*Zeitshr. f. wiss. Zool.*, Bd. L.)
25. von Buddenbrock, W., 1910, Beiträge zur Entwicklung der statoblasten der Bryozoen. (*Zeitschr. f. wiss. Zool. Leipzig*, Bd. XCVI.)
26. Wesenberg-Lund, C., 1897, Biologiske studier over Ferskvandsbryozoer in Vid. Medd. Naturhist. Foren (5), VIII. Kopenhagen.

CROISSANCE COMPAREE DES FORMES LOCALES D'UNE MEME ESPECE

PAR

Georges TEISSIER (Roscoff).

Les formes locales, dont les systématiciens étaient presque les seuls à se préoccuper, il y a peu de temps encore, suscitent aujourd'hui l'intérêt de nombreux biologistes. On s'est aperçu que les différences qui séparent les diverses formes d'une même espèce ne portent pas seulement sur de minimes particularités morphologiques, que seul peut déceler un spécialiste averti, mais qu'elles concernent aussi très souvent des processus physiologiques essentiels. Des différences insoupçonnées dans la sexualité, le patrimoine héréditaire, le comportement, la résistance aux conditions défavorables, etc., ont été mises en lumière par la comparaison attentive des races locales de quelques espèces favorables. Rares sont les chapitres importants de la biologie qui n'ont pas bénéficié en quelque mesure de ces progrès récents, mais, chose singulière, l'un de ces derniers est celui qui traite des modalités de la croissance.

Les différences les plus évidentes de beaucoup de races ou de formes locales portent cependant très souvent, soit sur leur taille, soit sur les dimensions relatives de tel ou tel de leurs organes. Il n'est même pas rare, en l'absence de tout critère morphologique, que seule une étude quantitative permette de les séparer. Mais les recherches biométriques habituelles, consacrées presque exclusivement à l'étude des adultes, ne renseignent pas sur la façon dont les caractéristiques raciales s'établissent au cours du développement.

Je voudrais montrer brièvement ici que les procédés actuels d'étude de la croissance relative permettent d'aborder ce problème de la façon la plus efficace, apportant ainsi des renseignements intéressants sur la morphogenèse comparée des diverses formes, races ou variétés d'une même espèce.

Le premier emploi méthodique de ces techniques semble avoir été fait par Nomura (1926), qui, à une époque où l'importance de la notion de dysharmonie n'apparaissait pas encore, et sans se connaître, semble-t-il, de prédécesseurs,

entreprit l'étude de différentes espèces de Mollusques. Ses recherches et celles de ses collaborateurs et élèves, Sasaki et Hamaï, sont encore les seules auxquelles il soit utile de se reporter dans le problème qui nous occupe. Aussi, emprunterons-nous deux de nos exemples à l'école japonaise.

Les *Littorina sitchana* Phil. récoltées en divers points de la côte aux environs de la Station biologique d'Asamushi, diffèrent, suivant leur origine, par la forme de la coquille, que l'on peut définir par le rapport de deux dimensions,

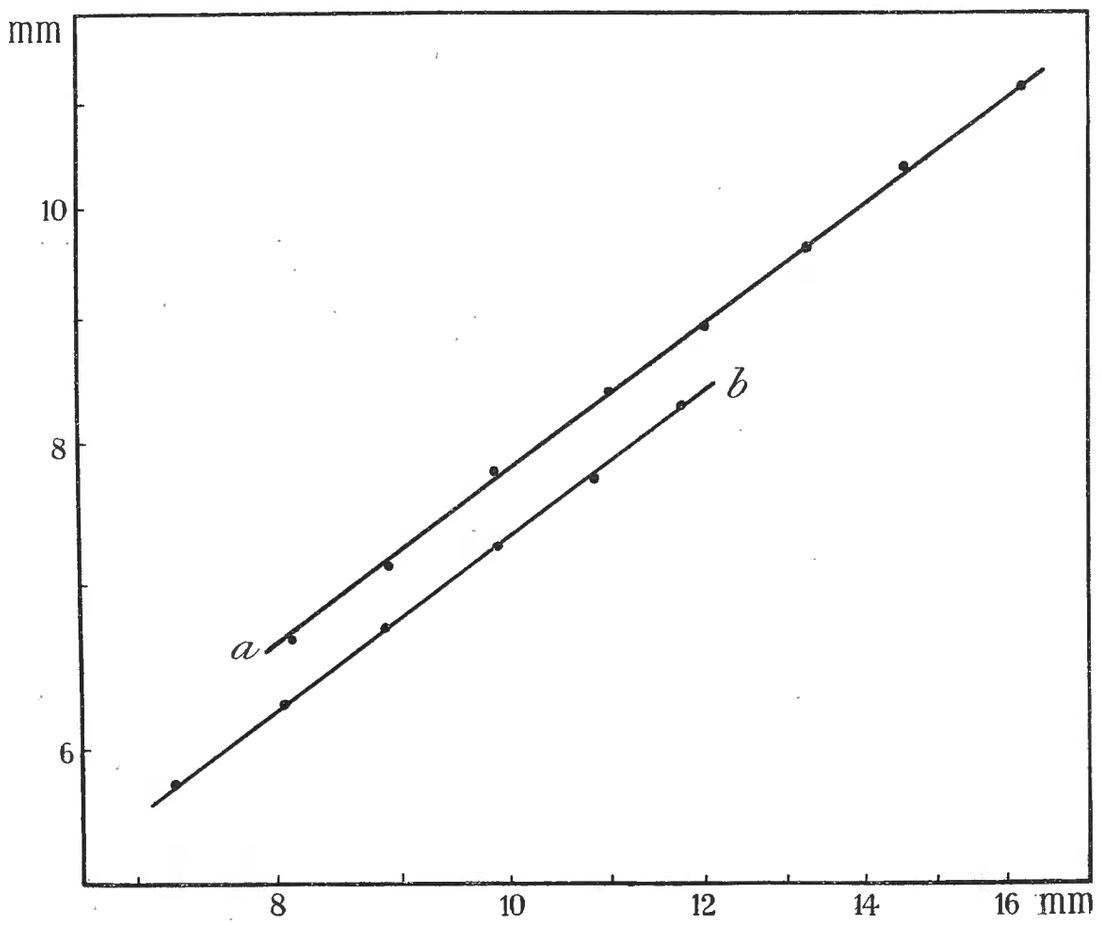


Fig. 1. — *Littorina sitchana*. — Largeur de la coquille en fonction de sa longueur. Littorines d'Asadokoro (*a*) et d'Yunoshima (*b*). — Coordonnées logarithmiques.

la longueur x et la hauteur y. La forme se modifie également dans une même station avec l'âge, de sorte que, pour des animaux de même provenance, x et y ne restent pas proportionnels. Des mensurations précises faites sur de nombreux individus de chaque localité montrent que, dans tous les cas, la relation existant entre x et y chez les animaux dont la taille dépasse 7 mm. peut être tra-

duite par une formule du type $y = Kx^{\alpha}$ où K et α sont des constantes que l'on doit calculer au mieux d'après des mesures. Cette *loi de dysharmonie* se traduit en coordonnées logarithmiques par une droite dont α, *constante de croissance*, est la pente; K, le *rapport caractéristique*, est la valeur prise par y lorsque $x = 1$. Le résultat essentiel de NOMURA est que la croissance relative de toutes les formes de Littorines qu'il a étudiées peut être décrite de façon précise en donnant à la constante de croissance une même valeur $\alpha = 0{,}74$, cependant que K prend pour chaque station une valeur particulière qui peut servir à la définir. Autrement dit, sur un graphique logarithmique, *les droites figuratives des diverses populations sont parallèles*. C'est ce que montre le graphique 1, où on été figurées la croissance des Littorines d'Asadokoro et celle des Littorines d'Yunoshima; les rapports caractéristiques diffèrent d'une de ces stations à l'autre d'environ 7 %.

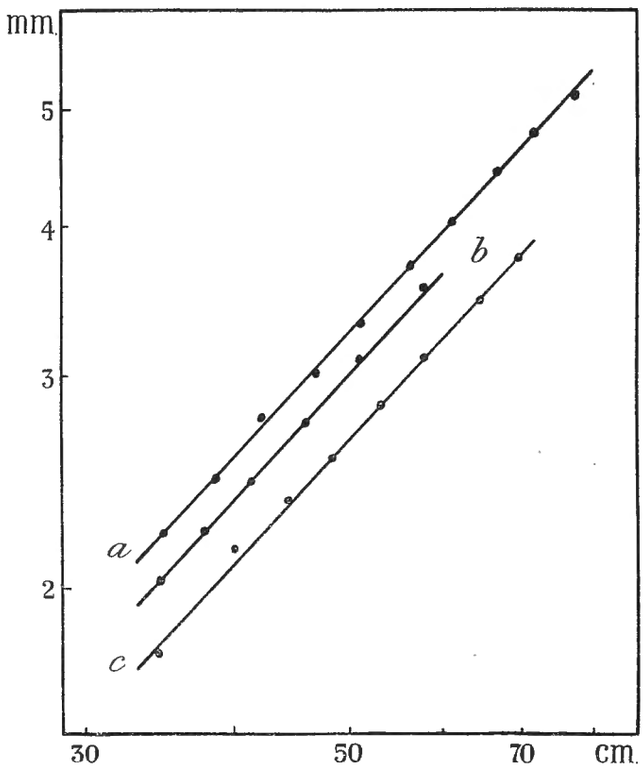


FIG. 2. — *Haddock*. — Longueur moyenne des écailles en fonction de la longueur du corps. — Haddocks des Feroe et d'Islande (*a*), de la Mer du Nord (*b*) et de Norvège (*c*). — Coordonnées logarithmiques.

Le deuxième exemple que nous examinerons se rapporte à un animal bien différent, le Haddock, qui, comme la plupart des Poissons comestibles, a été l'objet de nombreuses études biométriques. Anticipant sur une prochaine publication, je me bornerai à indiquer ici que, chez des Poissons appartenant aux familles les plus diverses, la relation existant entre la longueur moyenne des

écailles et la longueur du corps peut être traduite assez exactement par une relation de dysharmonie simple. H. THOMPSON a donné pour les Haddocks de trois provenances différentes (mer du Nord, Norvège et Islande) des tables suffisamment complètes pour que l'on puisse comparer les trois formes qu'il a étudiées, au-dessus d'une taille de 35 cm. On voit sur le graphique 2 que, pour le Haddock, comme pour la Littorine, les formes locales comparées ne diffèrent pas par la valeur de la constante de croissance, qui est ici supérieure à 1 ($\alpha = 1{,}08$), mais que les rapports caractéristiques s'écartent très sensiblement l'un de l'autre, celui des animaux de la mer du Nord étant supérieur de 13 % à celui des Haddocks de Norvège, et inférieur de 9 % à celui des Haddocks islandais. Ces conclusions ne valent probablement que pour les animaux dont la taille dépasse 35 cm. Le début de la croissance, qui n'est connu que pour les animaux de la mer du Nord, paraît en effet obéir à des règles assez différentes de celles qui s'observent dans la période de la vie à laquelle nous devons, faute de termes de comparaison, limiter notre étude.

Dans les deux exemples que nous venons d'examiner, les différences raciales existent chez les plus petits individus étudiés et se conservent sans changement pendant tout le reste de la vie. Nous allons maintenant, en étudiant la croissance d'un Crustacé, *Homarus americanus*, assister à l'apparition de caractères distinctifs de deux formes locales, indiscernables à l'état jeune et très différentes à l'état adulte.

Les Homards des côtes canadiennes ont, suivant leur provenance, des pinces de dimensions fort inégales. TEMPLEMEN, qui a eu entre les mains un grand nombre de ces animaux d'origines diverses, a figuré récemment (1935), dans une série de graphiques, les changements au cours de la croissance des proportions relatives des pinces d'animaux capturés en quatre stations différentes. Les coordonnées des points qui m'ont servi à construire le graphique 3 ont été lues sur les courbes d'interpolation de l'auteur américain relatives aux animaux provenant du « Grand Manan » et de la « Pointe du Chêne ».

Chez le mâle du Homard, comme chez celui de beaucoup d'autres espèces de Crustacés, la croissance des pinces, sensiblement harmonique chez les animaux immatures, présente une forte dysharmonie positive à partir de la maturité sexuelle. Les animaux immatures étudiés par TEMPLEMEN ont tous les mêmes caractéristiques et ne diffèrent pas d'une station à l'autre. Les mâles adultes présentent, quelle que soit leur origine, une même dysharmonie de croissance ($\alpha = 1{,}55$ pour la pince Z, $\alpha = 1{,}45$ pour la pince K). Mais la maturité sexuelle est atteinte, suivant la région, à des tailles très différentes : les animaux récoltés aux environs de la « Pointe du Chêne » sont déjà mûrs à une taille de 22 ou 25 cm., tandis que les Homards du « Grand Manan » ne se reproduisent qu'après avoir dépassé 33 ou 35 cm. Si l'on compare les animaux des deux stations, on est ainsi conduit à représenter la croissance des adultes par deux droites, parallèles comme celles que nous avons déjà rencontrées, qui se détachent successivement d'une même droite de pente très voisine de 1, qui

traduit la croissance de tous les individus immatures. L'étude des mâles des autres stations et celle des femelles, dont le caractère sexuel secondaire principal porte sur la largeur du deuxième segment abdominal, conduisent à des résultats exactement semblables à ceux que nous venons d'énoncer. Les différences entre formes locales de Homards ne sont pas dues à des différences dans la nature ou l'intensité de la croissance des variants sexuels étudiés, mais au fait qu'une même série de processus se déroulent plus tard dans certaines formes

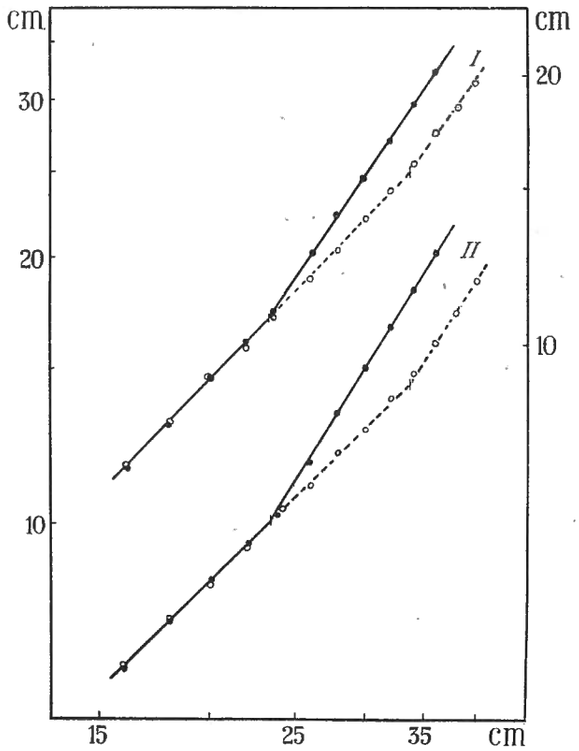


FIG. 3. — *Homarus americanus*. — Longueur de la pince Z (*I*) et de la pince K (*II*) en fonction de la longueur du corps chez les Homards de la Pointe du Chêne (trait plein) et du Grand Manan (trait interrompu). Coordonnées logarithmiques (à droite, échelle pour *I*; à gauche, échelle pour *II*).

que dans d'autres. Il n'est pas impossible que les différences locales dans la proportion des Littorines ou des Haddocks puissent être imputées à un phénomène du même genre. On sait, en effet, pour une race de chacune de ces deux espèces, que la croissance relative obéit, chez les individus jeunes dont nous n'avons malheureusement pas pu nous occuper, à des règles différentes de celles que nous avons énoncées.

Les trois espèces que nous avons étudiées appartiennent à des groupes trop dissemblables pour que la concordance des résultats obtenus puisse être considérée comme fortuite, et l'on est en droit de croire que, dans l'avenir, bien

d'autres espèces montreront, dans la comparaison de formes locales, cette invariance de la constante de croissance et cette variabilité du rapport caractéristique qui étaient si frappantes dans les trois exemples que nous avons étudiés. Les travaux de l'école japonaise ont d'ailleurs montré déjà que les relations établies par NOMURA se vérifient très généralement chez les Mollusques gastéropodes et

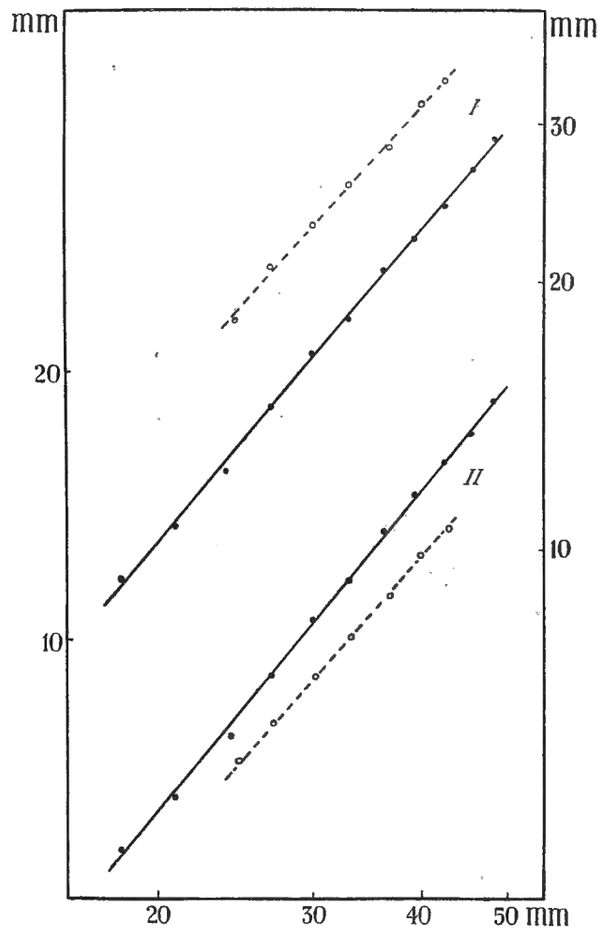


FIG. 4. — *Carassius auratus*. — Longueur de la queue (*I*) et hauteur du corps en fonction de la longueur du corps (*II*) chez le *Carassius* type (trait plein) et la variété « Iron fish » (trait interrompu). — Coordonnées logarithmiques (à droite, échelle pour *I*; à gauche, échelle pour *II*).

lamellibranches. Il serait néanmoins imprudent de vouloir attribuer aux résultats remarquablement simples que nous avons obtenus jusqu'à présent une trop grande généralité.

On constate déjà, d'après les chiffres de G. KATOH, que les *Carassius auratus* typique et sa variété « Iron fish » n'ont pas exactement les mêmes constantes de croissance (graphique 4). La dysharmonie de longueur de la queue par rapport à la longueur du corps est légèrement plus forte chez le *C. auratus* typique

($\alpha = 1{,}18$) que chez le « Iron fish » ($\alpha = 1{,}16$); une différence du même ordre ($\alpha = 1{,}20$ contre $\alpha = 1{,}15$) s'observe lorsque l'on compare la hauteur du corps à sa longueur. Mais ces écarts très faibles, à peine significatifs, sont fort peu de

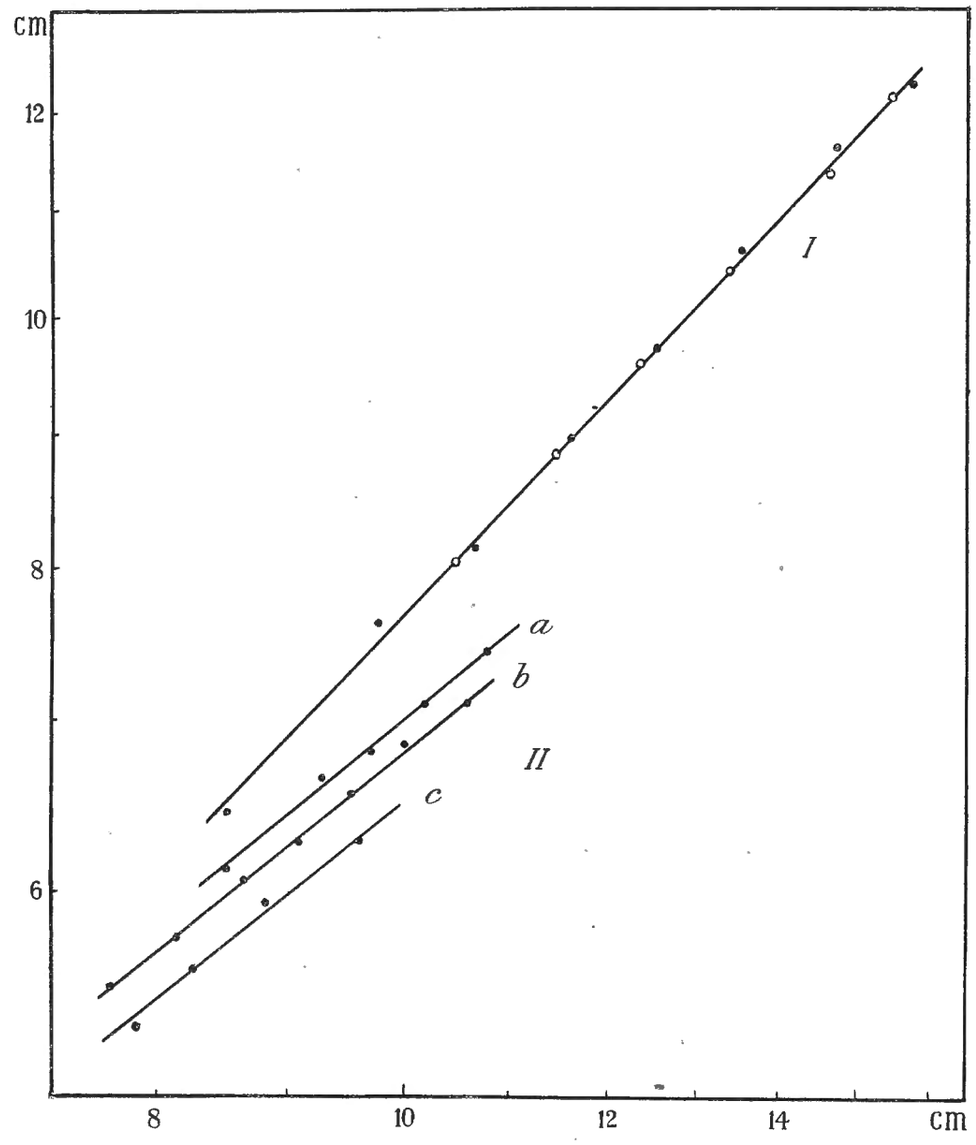


FIG. 5. — *Haliotis gigantea.* — Diamètre transversal en fonction du diamètre longitudinal chez *H. gigantea* type et var. *Makai* (*I*) et chez *H. gigantea* var. *discus* (*II*) provenant de Omoi (*a*), Ryori (*b*) et Asamushi (*c*). — Coordonnées logarithmiques.

chose à côté de ceux qui séparent les rapports caractéristiques : près de 40 % en faveur de l' « Iron fish » pour la longueur de la queue; plus de 10 % en faveur du type pour la hauteur du corps.

Si le cas de *Carassius* reste encore, à peu près, dans la règle que

nous pourrions être tentés de tirer des trois premiers exemples, il n'en va plus de même pour les *Haliotis* étudiés par SASAKI (graphique 5).

On rencontre au Japon trois variétés d'*Haliotis gigantea* Chemmitz, le type et les variétés *mekai* Kishinove et *discus* Reeve. La variété *discus* renferme une série de formes locales qui se comportent exactement comme les formes locales de *L. sitchana*. La constante de croissance du diamètre transversal de la coquille rapporté à son diamètre longitudinal caractéristique des individus à maturité sexuelle, a même valeur $\alpha = 0{,}84$ chez les animaux provenant des stations les plus diverses. Le rapport caractéristique, au contraire, varie, suivant l'origine des animaux, de près de 8 % de sa valeur. *H. gigantea* type et *H. gigantea* var. *mikai* n'ont été étudiés l'un et l'autre que dans une seule station, et l'on ignore par conséquent si pour ces deux variétés existent des formes locales comparables à celles de la var. *discus*. La constante ds croissance, sensiblement identique dans les deux cas, est très différente de celle qui caractérise les *H. discus*, puisqu'elle dépasse l'unité. SASAKI calcule que pour *H. gigantea* $\alpha = 1{,}02$ et pour *H. mekai* $\alpha = 1{,}09$; mais, à en juger par ses chiffres, j'estime qu'une même valeur $\alpha = 1{,}05$ peut convenir également bien aux deux cas, qui ne diffèrent pas davantage par la valeur du rapport caractéristique, puisque les points figuratifs des deux variétés se placent de façon convenable sur une même droite. On voit ainsi que les *H. discus* diffèrent d'autant plus, quelle que soit leur origine, des *H. gigantea* typiques ou des *H. mekai*, que les individus comparés sont plus grands, puisqu'ils s'éloignent de plus en plus de la forme circulaire dont les autres se rapprochent, au contraire. Il est en outre bon de noter que deux variétés reconnues par les systématiciens peuvent, du point de vue de la croissance, différer moins entre elles que de simples formes locales d'une même variété.

Nous avons passé en revue un trop grand nombre d'animaux et examiné trop sommairement chacun d'eux, pour que nous puissions aboutir, au terme de cet exposé, à une conclusion d'ensemble. Je voudrais seulement que cette brève étude eût montré que les méthodes actuelles d'étude de la croissance relative permettent d'analyser, de beaucoup plus près qu'on ne le fait d'ordinaire, la signification des différences qui séparent si souvent les formes locales ou les variétés d'une même espèce.

Station biologique de Roscoff.

TRAVAUX CITÉS

Littorina sitchana. — NOMURA, E., *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univer.*, 1926, II, p. 63.
Haddock (*Gadus eglefinus*). — THOMPSON, H., *Fish Board f. Scotland Sc. Invest.*, 1922, n° V, p. 1.
Homarus americanus. — TEMPLEMEN, W. J., *Biol. Board of Canada*, 1935, I, p. 213.
Carassius auratus. — KATOH, G., *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univer.*, 1932, VII p. 365.
Haliotis gigantea. — SASAKI, K., *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univer.*, 1926, II, p. 197.

CONTRIBUTION
A L'ETUDE DE L'HISTOPHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL URINAIRE DES LARVES DE MYRMELEONTIDES

PAR

Max POLL (Bruxelles).

PLAN

Pages :

I. INTRODUCTION ... 636
1° Sujet du travail ... 636
2° Espèce étudiée ... 636
3° Méthode utilisée ... 637
II. HISTORIQUE ... 638
III. OBSERVATIONS PERSONNELLES ... 643
A. Anatomie du tube digestif ... 643
1° Tube digestif larvaire ... 643
2° Tube digestif adulte ... 646
B. Action de solutions colorées sur l'intestin et les tubes de Malpighi ... 646
1° Injection de colorants dans l'hémocoele ... 646
2° Nutrition de la larve par des Insectes préalablement injectés ... 648
3° Interprétation des résultats ... 650
C. Description histologique de l'intestin et des tubes de Malpighi ... 651
1° Intestin postérieur larvaire ... 651
a) cordon cellulaire ... 651
b) partie initiale libre ... 652
c) partie en connexion avec les tubes de Malpighi ... 652
d) évasement intestinal ... 654
e) interprétation physiologique ... 654
2° Tubes de Malpighi ... 656
a) segment I ... 656
b) segment II ... 657
c) segment III ... 658
d) interprétation physiologique ... 659
3° Glandes rectales de l'intestin adulte ... 659
a) description de la glande rectale adulte ... 659
b) interprétation physiologique et comparaison avec la recouvrante 661
IV. CONCLUSIONS ... 661
V. BIBLIOGRAPHIE ... 664

I. — INTRODUCTION

1° Sujet du travail.

Les larves de Myrméléontides ont un tube digestif dépourvu de communication entre le ventricule chylifique et l'intestin postérieur. Cette disposition exceptionnelle ne permet aucun passage du contenu ventriculaire vers l'intestin. Ces deux régions du tractus digestif restent néanmoins réunies par un cordon cellulaire plein, qui représente morphologiquement la partie initiale de l'intestin postérieur. Les tubes de Malpighi viennent déboucher dans l'intestin immédiatement au delà de cette partie initiale. Le contenu des tubes de Malpighi se déverse dans l'intestin, qui forme un canal normal au delà des insertions, de telle sorte qu'il est permis d'attribuer au tube digestif des Myrméléontides deux fonctions. La première, qui touche les parties antérieure et médiane, est la fonction digestive, les éléments non absorbables des aliments restant accumulés dans le ventricule jusqu'au moment de la naissance de l'imago. La seconde est celle de l'intestin postérieur, qui semble, à première vue, jouer uniquement un rôle dans l'élimination des produits de sécrétion d'origine malpighienne. Ainsi donc, toute la partie terminale de l'appareil digestif, avec ses annexes, paraît constituer un « rein » morphologiquement et physiologiquement indépendant.

C'est cette disposition si favorable des organes qui nous a fait entreprendre l'étude histophysiologique de l'excrétion urinaire proprement dite pendant la durée de la vie larvaire, laissant de côté (pour ne pas avoir eu l'occasion d'en observer les particularités) les processus qui interviennent dans les tubes de Malpighi au moment de la sécrétion de la soie, d'origine malpighienne; ces processus prennent place dans les tubes de Malpighi, peu avant la transformation nymphale. Nous avons été surtout intéressé par l'existence d'une sorte de cryptonéphridisme chez la larve, suivant la dénomination particulière que nous avons réservée, pour les Coléoptères, à l'accolement des parties distales des tubes de Malpighi contre l'intestin postérieur, où elles sont revêtues d'une membrane périintestinale. Le cryptonéphridisme de la larve de Myrméléontide n'est pourtant pas le même que celui des Coléoptères, mais comme il s'agit de corrélations morphologiques établies entre les mêmes organes, assurant un dispositif comparable dans son ensemble, nous croyons pouvoir employer le même terme dans les deux cas. Nous avons déjà étudié l'histophysiologie du cryptonéphridisme du *Tenebrio molitor* L., et il nous a paru intéressant de reprendre un sujet qui devait, à première vue, en rapport avec une structure différente, montrer des adaptations fonctionnelles d'un intérêt nouveau.

2° Espèce étudiée.

Nous avons travaillé uniquement avec la larve d'une grande espèce méridionale que nous avons récoltée en abondance dans le Midi de la France, dans le sable de la plage d'Argelès-sur-Mer (Pyrénées Orientales). D'après J. Redten-

BACHER (*Uebersicht der Myrmeleonidenlarven*, 1884), il s'agirait de la larve d'*Acanthaclisis baetica* RAMB. (tab. II, fig. 20-24), espèce très voisine d'*A. occitanica* VILLERS. Sa grande taille (jusqu'à 25 mm.) a beaucoup facilité les dissections. Nous avons trouvé, en même temps, deux types de larves, des grandes (environ 25 mm.) et des petites (environ 12 mm.). Les premières semblent devoir être considérées comme datant de l'année précédente, tandis que les secondes proviennent sans doute de la ponte de l'année même. Ceci n'a rien d'extraordinaire si l'on songe que nos récoltes ont été effectuées au mois d'août. D'autre part, l'état avancé de la saison ne nous permet pas de croire à une métamorphose encore possible des grandes larves avant le printemps suivant (les grandes larves élevées au laboratoire ne s'étaient pas nymphosées au mois de décembre), ce qui porterait à deux ans minimum la durée de la vie larvaire de l'*Acanthaclisis*.

La larve d'*Acanthaclisis* ne fait pas d'entonnoir. Cependant, d'après nos captures, il semble qu'elle profite éventuellement d'une petite dépression étrangère qu'elle rencontre à la surface du sol. La larve est dans la plupart des cas simplement enfoncée dans le sable, ce qui est son comportement normal. Il s'agit également d'une espèce qui, outre sa dextérité à s'enfoncer à reculons dans le sol, peut encore courir en avant avec rapidité, faculté qui se perd chez les formes qui creusent un entonnoir. L'*Acanthaclisis* est, en effet, un genre relativement primitif et certainement moins évolué que le *Myrmeleon*.

Notre larve se nourrit, d'après les restes trouvés sur le sol, principalement de criquets (*Oedaleus nigrofasciatus* [DE GEER], *Sphingonotus coerulans* L. et *Calliptamus italicus* L.). Elle ne dédaigne cependant pas d'autres proies, lorsqu'elle peut les atteindre, par exemple quelques Carabides (*Ophonus*, *Brachinus*) ou quelques Sphégides (*Stizus*). Nous avons nourri nos larves au laboratoire avec des mouches, et, lorsque la saison fut plus avancée, avec des larves de Ténébrion, souvent même de grande taille. L'insecte est très résistant, supporte un jeûne prolongé et résiste avec succès aux injections physiologiques et au régime spécial auquel nous l'avons soumis.

3° Méthode utilisée.

Comme nous nous proposions d'étudier les processus de l'excrétion, nous avons commencé par effectuer des injections de colorant (indigo-carmin, alizarine, trypanblau, carminate d'ammoniaque) dans l'hémocoele, sous forme de solution aqueuse à 1 %. Tout en résistant assez bien à l'injection, l'Insecte s'en trouvait nettement incommodé et des décès nombreux après quelques jours ne permettaient pas de faire des observations après une action continue et prolongée du colorant. Nous avons essayé un autre procédé qui fut couronné de succès. Exploitant le système de nutrition très spécial de l'Insecte, qui n'ingurgite que des aliments liquides ou préalablement liquéfiés par ses soins, nous avons offert à nos larves de Fourmi-lion des larves de Ténébrion préalablement injectées à l'indigo-carmin (sol. 1 %). La proie fut acceptée et le colorant ingurgité atteignit le ventricule chylifique. Essentiellement diffusible, il ne tarda pas à arriver dans l'hémo-

coele au contact des tubes de Malpighi, résultat obtenu d'une façon toute naturelle sans occasionner de traumatisme. Dans ces conditions, nous avons pu faire agir le colorant pendant plus de trois mois, avec un nombre de décès tout à fait négligeable.

Les résultats d'injections ou de nutrition expérimentale ont été observés en dissection; leur interprétation histologique a été faite d'après des séries de coupes effectuées dans le système digestif après fixation et enrobage. Les fixateurs du tube digestif isolé ont été le Picroformol de Bouin, le Zenker ou le Zenker (une heure), suivi de Bichromate-formol, puis de Bichromate à 3 %, additionné d'acide osmique à 2 %, chacun un jour. Le dernier procédé a donné d'excellents résultats et a permis l'obtention de figures histologiques très claires.

II. — HISTORIQUE

Dans ce chapitre, nous signalerons les faits connus concernant l'anatomie du tube digestif et de ses annexes, avec les interprétations physiologiques qui en ont été données.

Réaumur (1742) signale le premier que l'intestin moyen de la larve du Fourmi-lion est fermé en arrière et qu'il constitue un sac aveugle. Il observe que l'imago, après sa naissance, expulse un « œuf » volumineux dont la signification lui échappe. Il constate que la larve ne se débarrasse d'aucun excrément pendant la période de sa vie précédant la métamorphose.

Rösel (1755) a fait des observations identiques.

Ramdohr (1811) donne une bonne description d'ensemble du tube digestif de *Myrmeleon formicarius* L. Le tube digestif de la larve comprend un jabot pyriforme, auquel fait suite un ventricule chylifique volumineux. Vient ensuite un étroit intestin dans lequel débouchent, en avant, les 8 tubes de Malpighi, et cet intestin, dit l'auteur, a à peine l'épaisseur d'un vaisseau malpighien. Il constate que cet intestin se renfle en un bouton charnu à la surface d'un évasement intestinal considérable, sorte de réservoir, qui s'effile alors en arrière jusqu'à l'anus. L'auteur constate de plus que les 8 tubes de Malpighi, après de longues circonvolutions dans l'hémocoele, viennent s'appuyer à nouveau contre l'intestin étroit, à un niveau notablement plus bas que celui des insertions véritables. Cette description est exacte.

Chez l'adulte, le jabot est prolongé vers l'arrière en un diverticule supplémentaire, il est suivi d'un gésier qui précède le ventricule. L'intestin postérieur est plus court et plus large que chez la larve. Il n'y a pas d'évasement postérieur comme chez la larve et il existe 8 tubes de Malpighi. Cette description d'ensemble est également exacte.

Dutrochet (1818) nous donne l'explication de la signification de « l'œuf » évacué par l'imago une demi-heure après la métamorphose. Ce sont les excréments de toute la durée de la vie larvaire, évacués en une fois.

Burmeister (1839), Dufour (1841)redonnent des descriptions d'ensemble du tube digestif n'apportant rien de neuf à ce que Ramdohr a signalé déjà.

Alors que ces différents auteurs étudient le *Myrmeleon formicarius* L. (sans même signaler toujours le nom spécifique exact), Fr. Meinert (1889) étudie une espèce méridionale. Malgré une critique peu compréhensible, qui lui fait croire qu'il se trouve en présence d'une espèce nouvelle (qu'il rapporte finalement à *Myrmeleon pallidipennis* Ramb. ?), nous croyons, d'après les descriptions et figures qu'il en donne, que cet auteur a examiné des larves d'*Acanthaclisis* voisines sinon identiques à celles que nous avons étudiées nous-même. Les résultats de Meinert sont importants. On sait que les larves des Fourmis-lions sucent des aliments liquides provenant des proies capturées. L'auteur montre que ceux-ci arrivent au ventricule chylifique par le chemin d'étroits canalicules limités entre les mâchoires et les mandibules qui sont effilées et crochues. La bouche ne sert plus comme chez un autre Insecte, mais, sans être ni fermée ni soudée, elle est seulement comprimée. Le ventricule chylifique est fermé en arrière et le début de l'intestin n'a pas de lumière, d'où pas de communication entre les deux. Les excréments doivent donc rester accumulés dans l'estomac, qui, au surplus, jouerait le rôle d'organe excréteur (?). Des 8 tubes de Malpighi, 2 restent libres et sont légèrement renflés à leur extrémité aveugle. Les 6 autres viennent entourer l'intestin postérieur, où une membrane commune les enveloppe. Ils sont fortement épaissis vers l'arrière et c'est ce qui forme le bourrelet qui précède l'évasement intestinal postérieur. L'auteur en donne une petite figure d'après une préparation *in toto*. Toujours d'après le même auteur, les tubes de Malpighi se transformeraient, au moins en majeure partie et à la fin de la vie larvaire, en glandes séricigènes, et l'évasement intestinal est le réservoir de cette sécrétion.

C. Rengel (1908), qui étudie *Myrmeleon formicarius* L., à côté de faits déjà signalés, nous montre par des coupes comment l'épithélium de l'intestin moyen se renouvelle au début de la métamorphose et comment la communication s'établit avec l'intestin postérieur.

P. Lozinski (1911) apporte ensuite une contribution très importante à la question des tubes de Malpighi des Myrméléontides. Il étudie *Myrmeleon formicarius* L. Cet auteur nous renseigne sur plusieurs faits nouveaux. Tout d'abord il est le premier à donner une description du complexe formé par les tubes de Malpighi et l'intestin, d'après des coupes. Au début de l'accolement des tubes de Malpighi avec l'intestin, la coupe montre l'intestin entouré de 6 tubes de Malpighi, qui sont enveloppés par une membrane péritonéale (*bindegewebige Umhüllung*). Une coupe faite à un niveau plus postérieur de l'intestin, là où celui-ci forme un bourrelet prononcé avant de s'ouvrir dans l'évasement terminal, indique les faits suivants : au centre l'intestin un peu élargi; autour de lui les tubes de Malpighi, qui sont plus larges et compris dans une cavité remplie d'une masse floculeuse, caillée, qui se colore légèrement par l'éosine et qui, pour l'auteur, est de nature indéfinissable. Cette cavité est limitée extérieurement par un épithélium plat

doublé lui-même par un épithélium de cellules hautes; ces deux épithéliums ne sont point accolés, mais sont séparés par une cavité étroite qui est en communication avec l'intestin. Les images obtenues, en coupe transversale, ne sont pas très compréhensibles, car le bourrelet est appliqué obliquement contre le rectum; il est difficile d'avoir une coupe idéale qui montrerait la succession régulière des épithélium signalés ci-dessus. En une coupe longitudinale de l'ensemble, P. Lozinski nous montre la signification de ces différents éléments du bourrelet, qu'il appelle *birnförmigen Organ*. Nous comprenons alors que les extrémités des tubes de Malpighi sont enfermées dans un repli de l'épithélium intestinal auquel font suite, vers le haut, des éléments fibrillaires péritonéaux. La signification du complexe « *birnförmigen Organ* » est difficile à interpréter pour Lozinski. Il observe, à ce niveau, des images d'excrétion très évidentes dans les tubes de Malpighi; aussi, pense-t-il que les épithéliums externes qui les enveloppent doivent être l'intermédiaire entre ces tubes et le liquide hémocoelien pour que leur soit fourni le matériel d'excrétion. Cette opinion, entièrement erronée, sera discutée plus loin.

Dans les tubes de Malpighi, l'auteur observe les détails histologiques suivants : dans les parties distales libres il n'y a habituellement que deux cellules qui limitent la lumière; dans les parties proximales il y en a trois. Les noyaux sont arrondis ou ovales et la lumière des tubes est grande. Dans les parties juxta-intestinales, tout au début, les tubes sont très minces avec la même structure; les parties terminales sont un peu différentes : les cellules, de nouveau plus grandes, ont des noyaux comparativement plus petits et le cytoplasme des cellules montre de petits canalicules qui entourent le noyau. Au moment où la larve va tisser son cocon (avant d'entrer en métamorphose) on constate de grands changements dans les tubes de Malpighi. Après une recrudescence de l'activité urinaire, le noyau prend un aspect ramifié analogue à celui des cellules des glandes séricigènes des chenilles de papillons. Au moment de la sécrétion de la soie, le tube de Malpighi est fortement rempli d'une substance très colorable par l'éosine que l'on retrouve également dans l'intestin, mais alors sous forme d'un mince tractus, car le conduit intestinal est fortement contracté. C'est la soie qui est donc sécrétée par les tubes de Malpighi, mais une courte portion de ceux-ci au voisinage des insertions ainsi que les portions juxta-intestinales ne prennent aucune part à cette activité spéciale.

L'auteur a également effectué des injections de solutions d'indigo-carmin dans l'hémocoele, afin d'observer l'élimination de ce colorant par les vaisseaux urinaires. Après une heure ou deux, il constate que tous les tubes sont colorés en bleu. Après six à douze heures les tubes de Malpighi et le cæcum (c'est-à-dire l'évasement intestinal) sont remplis de colorant, ce qui prouve que les tubes de Malpighi sont excréteurs comme chez tous les Insectes et que le produit d'excrétion vient remplir l'intestin terminal. L'auteur observe aussi que les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi sont également colorées et que le liquide

qui se trouve dans la cavité où sont contenues ces portions mapighiennes l'est également. Il en conclut que le colorant, injecté dans le sang, est repris non seulement par les portions libres, mais encore par les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, ce qui est en rapport avec son interprétation physiologique du complexe du bourrelet que nous avons signalée un peu plus haut.

Ce sont les seules expériences d'injections physiologiques faites sur les larves de Myrméléontides; nous reviendrons plus loin sur leur interprétation, qui est inexacte à notre avis.

L'auteur en déduit donc que, sur toute leur longueur, les tubes de Malpighi exercent leurs fonctions d'excrétion aux dépens des produits de déchets véhiculés par le sang. Ces substances d'excrétion s'assemblent en un liquide verdâtre dans l'évasement intestinal et sont éliminées par l'anus.

Dans des contributions plus récentes, P. Lozinski (1921) étudie plus en détail l'histologie des tubes de Malpighi pendant la vie larvaire.

Les tubes de Malpighi comprennent trois régions : 1° une région élargie (celle du *birnförmigen Organ*) avec cellules spéciales grandes, où la lumière pénètre sous forme de canalicules étroit, et offrant une bordure en brosse (non visible sur les figures); 2° une portion conductrice des éléments formés dans la région précédente, se présentant sous forme de tubes étroits, disposés régulièrement autour de l'intestin; 3° une portion libre, la plus étendue, dans laquelle s'observent les processus les plus importants de la sécrétion urinaire. Les cellules présentent, à la base, la différenciation que l'on nomme « ergastoplasme » et particulière aux cellules sécrétrices. Le noyau participerait à la sécrétion : des granules chromatiques sont libérés dans le cytoplasme; ils sont dissous, et cette chromatine prendrait part à l'élaboration des produits urinaires. Ceux-ci s'assemblent sous forme fluide à la surface de la cellule et constituent les *Exkretblasen*, qui sont éliminés. Dans certaines cellules, l'auteur a observé une sécrétion vacuolaire directe du noyau. La chromatine est régénérée par le nucléole.

Au sujet de la signification du complexe formé par les tubes de Malpighi et l'intestin, l'auteur complète sa façon de voir de la manière suivante, qui laisse son interprétation très hypothétique. Voici comment il s'explique : les larves de Myrméléontides se nourrissent du sang des fourmis (pas très exact), qu'ils sucent avec leurs appendices buccaux spécialisés. Ainsi la nourriture serait très fluide et l'excès d'eau demande à être éliminé. Celle-ci ne peut s'écouler par le tube digestif, puisque le ventricule est en cul-de-sac; il ne reste alors qu'un chemin possible, celui des tubes de Malpighi. Cette très riche sécrétion aqueuse exige une grande surface d'excrétion et celle-ci est fournie par la portion juxta-intestinale élargie, car la surface cellulaire est ici très agrandie par la présence des canalicules intracellulaires (?). L'auteur pense que c'est la seule interprétation possible de la fonction du *birnförmigen Organ*.

Il est d'un grand intérêt de comparer ces résultats à ceux qui ont été signa-

lés pour des genres appartenant à d'autres familles d'Hémérobiiformes. Cette comparaison montre qu'il existe de grandes analogies entre les différentes catégories.

J. Mc Dunnough (1909) a fait un très beau travail sur *Chrysopa perla* L. La larve a un tube digestif très comparable à celui de la larve du Fourmi-lion. Ici aussi l'intestin moyen est fermé en arrière et la première partie de l'intestin postérieur, entre l'intestin moyen et le point d'insertion des tubes de Malpighi, est dépourvue de lumière. Il y a 8 tubes de Malpighi, 6 d'entre eux sont entourés, dans leurs portions les plus distales, d'une membrane commune autour de l'intestin postérieur. Ils sont un peu évasés à leur extrémité aveugle, qui est logée dans un repli intestinal tout à fait comparable au bourrelet décrit chez les Myrméléontides. Les deux autres tubes de Malpighi sont libres. L'intestin comporte une partie plus évasée en arrière (réservoir à soie).

La soie serait sécrétée par les tubes de Malpighi et la partie terminale de l'intestin postérieur jouerait le rôle de réservoir. Très inattendue est l'interprétation (partielle) du bourrelet complexe « tubes de Malpighi-intestin ». Ce bourrelet (repli intestinal logeant les terminaisons aveugles des tubes de Malpighi) est un point d'appui renforcé qui servirait à l'attache de muscles opérant, au moment de la sortie de la soie, pour faire dévaginer les derniers segments du corps.

Le tube digestif adulte est tout à fait comparable à celui du Fourmi-lion : long jabot latéral, gésier, intestin moyen élargi, intestin postérieur simple comprenant une région pylorique, un intestin grêle et une partie plus large appelée « rectum ». Il y a 8 tubes de Malpighi. L'auteur signale la présence sur la paroi du rectum de glandes rectales très caractéristiques; ce sont des épaississements épithéliaux qui comprendraient deux feuillets cellulaires : l'un interne, formé de hautes cellules, et l'autre externe, à petites cellules. Ces glandes rectales sont au nombre de trois rangées et le feuillet interne présente des cellules dont les limites sont indistinctes.

M. Lampe (1911) nous renseigne sur le tube digestif de la larve aquatique de *Sisyra fuscata* Fab. Le tube digestif se comporte en gros comme chez *Myrmeleon* et *Chrysopa*. L'intestin postérieur est fermé en avant des insertions des tubes de Malpighi, dont 6 sur 8 contractent avec la région inférieure de l'intestin des connexions analogues à celles qui ont déjà été signalées.

C. L. Withycombe (1924) décrit l'anatomie de la larve de *Hemerobius stigma* et, encore une fois, l'organisation du tube digestif ne semble pas être différente. Le même auteur (1923) arrive à des conclusions identiques en ce qui concerne la larve d'*Osmylus*. Les descriptions de cet auteur contiennent, cependant, de grandes invraisemblances qui ne paraissent pas devoir être retenues. Il nous dit, par exemple, que généralement tout l'intestin postérieur, jusqu'au réservoir à soie, est un cordon cellulaire, mais « pas toujours ». D'autre part, le contenu des tubes de Malpighi (et notamment la soie) arriverait dans

l'évasement intestinal après avoir passé par diffusion à travers les parois des tubes de Malpighi; quant à l'existence d'un épithélium intestinal à cet endroit, il semble l'ignorer. D'après le même auteur, les Conioptérigides n'auraient que 6 tubes de Malpighi, dont 4 seulement contracteraient des connexions avec l'intestin (parfois trois?), et ces tubes présenteraient l'originalité de ne pas avoir de noyaux ramifiés au moment de la sécrétion de la soie.

Ainsi donc les particularités anatomiques des quelques familles étudiées, telles qu'*Osmylidae, Sisyridae, Hemerobiidae, Chrysopidae* et *Myrmeleontidae*, présentent un grand caractère d'homogénéité (à part quelques discordances signalées, par exemple chez les *Conioptérygidae*, et sur lesquelles nous ne pouvons pas encore tabler avec certitude). Toutefois, les familles du groupe des Hémérobiiformes sont bien plus nombreuses (on en connaît environ 14); de telle sorte que nous ne pouvons pas encore affirmer qu'il existe une structure identique chez toutes; tout au plus est-il permis de le supposer.

III. — OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous classerons celles-ci en trois chapitres. Dans le premier nous décrirons l'anatomie générale du tube digestif de la larve et de l'imago, sans insister cependant sur les particularités connues. Le deuxième chapitre traitera des expériences physiologiques qui nous ont permis d'étudier les processus de l'excrétion. Ensuite, dans un troisième chapitre, nous nous occuperons de la structure histologique des parties du système malpighien et de l'intestin qui interviennent dans l'excrétion. La connaissance de la structure histologique des différentes parties nous sera très utile pour arriver à une interprétation fonctionnelle convenable des organes étudiés.

A. — ANATOMIE DU TUBE DIGESTIF ET DE SES ANNEXES

1° Tube digestif larvaire.

Les figures que nous en donnons, et qui doivent servir surtout à l'illustration des résultats d'injections, permettent de comprendre la structure des organes.

La figure 1 montre la situation exacte des organes après étalement du tissu adipeux dans lequel les tubes de Malpighi déroulent leurs circonvolutions. Au jabot et au ventricule chylifique, distendu par suite de l'accumulation des résidus de la digestion, fait suite l'intestin postérieur, dont il est permis de suivre les méandres. Après une partie très mince, que l'on sait être un cordon cellulaire plein (cf. Meinert), nous voyons les 8 tubes de Malpighi déboucher dans l'intestin, qui devient alors un peu plus large (sans toutefois dépasser le diamètre maximum des tubes de Malpighi). Cette région intestinale se dirige vers l'arrière, vient s'appuyer sur la région du bourrelet, puis remonte vers l'avant.

Arrivé près des insertions malpighiennes, l'intestin décrit une nouvelle courbe qui le fait se diriger à nouveau vers l'arrière. Au niveau de cette courbe, nous constatons que les tubes de Malpighi viennent se fixer à la paroi intestinale. Nous avons observé que les 8 tubes de Malpighi effectuent cette adhésion (fig. 2). Ceci est nettement en contradiction avec les descriptions des auteurs précédents. Toutefois, il nous est arrivé de n'observer que 6 tubes à cet endroit. C'est que (ainsi que les coupes le mettent en évidence) 2 tubes contractent ici des connexions très superficielles avec l'intestin. Leurs extrémités aveugles sont à peine

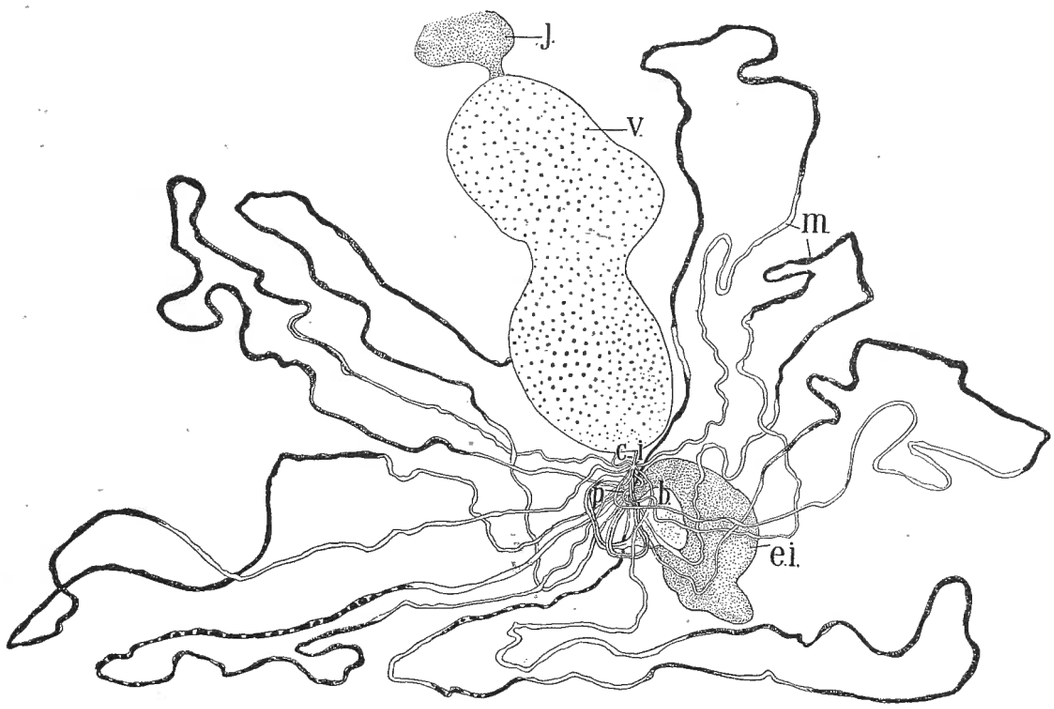


FIG. 1. — Tube digestif de la larve d'*Acanthaclisis*, après étalement du tissu adipeux (non représenté) qui contient les circonvolutions des tubes de Malpighi.
j. = jabot; *v.* = ventricule chylifique; *c* = cordon cellulaire; *i* = insertions des tubes de Malpighi; *p* = point d'attache des 8 tubes de Malpighi; *b.* = bourrelet; *e.i.* = évasement intestinal; *m* = tubes de Malpighi avec indigo-carmin (voir, plus loin, expér. de nutrition).

engagées sous la membrane péri-intestinale et la moindre inattention au cours de la dissection réussit sans doute à les libérer. Rien ne dit qu'il en est de même pour les autres genres de Myrméléontides, où se présentent peut-être 2 tubes libres; mais dans le seul genre *Myrmeleon* nous constatons que les auteurs ne sont pas d'accord à ce sujet.

Six tubes de Malpighi sont donc engagés par leurs portions terminales sous une membrane, au-dessous de laquelle ils courent à la surface de l'intestin. Après un trajet appréciable, les tubes s'évasent, recouverts, cette fois, par un repli de l'épithélium intestinal qui fait suite à la membrane péri-intestinale; ils sont pris

à l'intérieur du bourrelet intestinal (*birnförmigen Organ*). La suite de l'intestin, très évasé, forme ce que nous appellerons « l'évasement intestinal ». Celui-ci peut offrir une dilatation latérale, qui se termine alors par un mince rectum qui va jusqu'à l'anus. La figure 1 montre la longueur considérable des portions libres des tubes de Malpighi comparée à celle des portions juxta-intestinales. L'anatomie de ce tube digestif n'est donc certainement pas différente de celle que les auteurs ont décrite chez d'autres Myrméléontides. Elle vient donc confir-

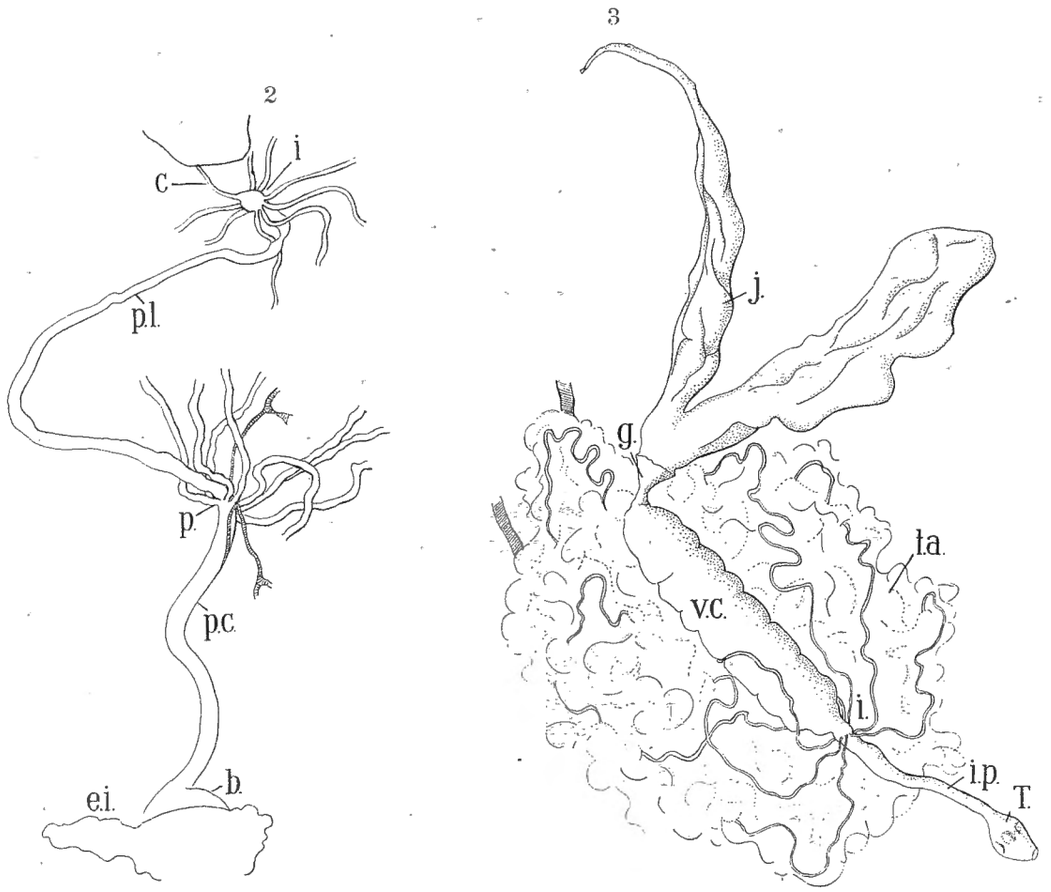


FIG. 2. — Intestin postérieur déroulé de la larve d'*Acanthaclisis*. — *c* = cordon cellulaire; *i* = insertions des tubes de Malpighi; *p.l.* = partie libre de l'intestin; *p.* = point d'attache des 8 tubes de Malpighi; *p.c.* = partie intestinale en connexion avec 6 tubes de Malpighi; *b.* = bourrelet; *e.i.* = évasement intestinal.

FIG. 3. — Tube digestif adulte d'*Acanthaclisis*. — *j.* = jabot; *g.* = gésier; *v.c.* = ventricule chylifique; *i.* = insertions des tubes de Malpighi; *i.p.* = intestin postérieur; T. = rectum; *t.a.* = tissu adipeux.

mer ces résultats. Seulement, pour ce qui concerne le nombre de tubes de Malpighi venant se fixer secondairement à l'intestin, nous observons une petite différence dont l'importance est d'ailleurs légère.

2° Tube digestif adulte.

L'adulte (nous n'en avons trouvé qu'un seul, issu d'une nymphe trouvée sur place) a un tube digestif très différent, comme RAMDOHR l'a déjà signalé pour *Myrmeleon*. La figure 3 montre la disposition de ce tractus : long jabot avec cæcum latéral, ventricule moins important que chez la larve, intestin beaucoup plus gros avec évasement terminal garni de glandes rectales (décrites au chapitre « histologie »). Il y a 8 tubes de Malpighi, qui débouchent au début de l'intestin postérieur, dont nous n'avons pas recherché les extrémités aveugles, mais celles-ci, ainsi que nous l'ont montré les coupes, ne viennent contracter aucune connexion avec l'intestin. Cette description du tube digestif de l'adulte est donnée ici à titre documentaire, car nous ne nous sommes occupé pour le reste que de la larve.

B. — ACTIONS DES SOLUTIONS COLORÉES SUR L'INTESTIN ET LES TUBES DE MALPHIGI

1° Injections de colorants dans l'hémocœle.

Le colorant est injecté le plus doucement possible, à l'aide de micropipettes de verre introduites latéralement dans le thorax. La quantité injectée, toujours approximativement égale, avait la valeur d'une goutte préalablement déposée sur une lame de verre et reprise pour l'injection.

a) *Solution d'indigo-carmin à 1 %.*

Après 15 minutes. Le colorant se retrouve sous forme d'une faible solution dans les portions libres hémocoeliennes seulement. Rien ailleurs.

Après 30 minutes. Idem. Mais la concentration du colorant est plus élevée dans les vaisseaux malpighiens.

Après 2 heures. L'indigo-carmin s'observe dans les portions libres hémocoeliennes des tubes de Malpighi et dans l'intestin postérieur, depuis l'endroit des insertions jusqu'au sac rectal ou évasement intestinal, non compris. (Le contenu de ce dernier est coloré légèrement en jaune suivant la coloration normale) (fig. 4.)

Après 3 heures. Le colorant occupe les portions libres hémocoeliennes et l'intestin tout entier, y compris le sac intestinal et le rectum, qui contiennent une solution bleue concentrée. On le trouve encore en plus dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, sous forme de petites masses bleues (cristaux?) disposées plus ou moins en chapelet dans les tubes de Malpighi et qui peuvent être animées d'un faible mouvement de va-et-vient. Le liquide compris dans l'espace juxta-intestinal, où se trouvent les tubes de Malpighi, est aussi coloré (fig. 5 qui montre partiellement les résultats).

Après 4 heures. Idem qu'après 2 heures, avec la seule différence que le colorant colore aussi très légèrement le contenu du sac rectal. Ce dernier résultat montre que l'élimination du colorant ne se réalise pas toujours dans le même temps.

Même après 4 et 6 heures, il nous est arrivé de ne pas encore observer de colorant dans l'intestin.

b) *Solution d'alizarine à 1 %.*

Ce colorant se comporte comme l'indigo-carmin; les tubes de Malpighi se colorent en rouge sang et la couleur est très apparente. Cependant, dans l'intestin, où le colorant occupe uniquement la lumière, la teinte est variable et peut être jaunâtre; exceptionnellement il se présente sous l'aspect de granulations rouges. Accumulé dans le sac rectal, la couleur en est d'un beau jaune, mais bien que la teinte des tubes de Malpighi juxta-intestinaux paraîsse foncer quelque peu, nous n'avons pu discerner à coup sûr le colorant dans ces portions malpighiennes.

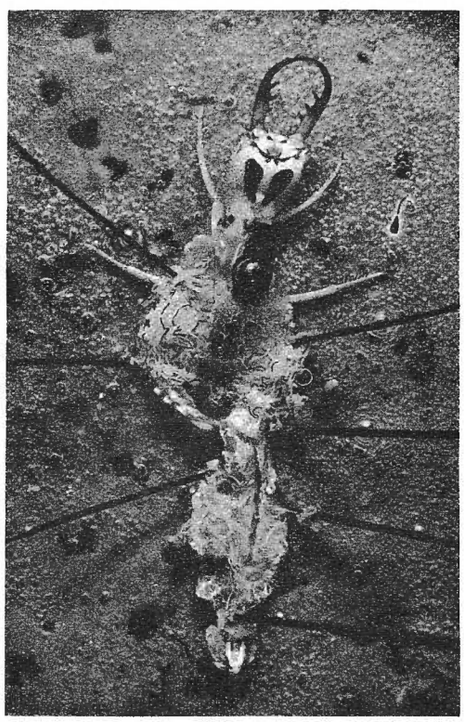


FIG. 4. — Photographie de la dissection avec le colorant localisé dans les portions hémocœliennes des tubes de Malpighi qui, par suite de sa présence, tranchent nettement sur la trame adipeuse qui les soutient.

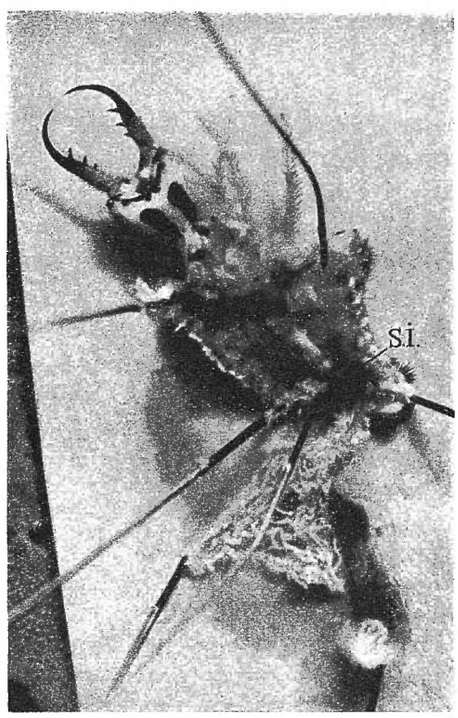


FIG. 5. — Photographie de la dissection montrant le colorant concentré dans le sac intestinal (*s.i.*) où il est très évident. Le tube digestif a été rejeté en dehors du corps et l'intestin ainsi que certaines portions hémocœliennes des tubes de Malpighi sont également colorés.

c) *Solution de trypanblau à 1 %.*

En aucun cas nous n'avons observé l'élimination de ce colorant par les tubes de Malpighi. En revanche, on le retrouve un peu partout dans l'hémocoele. Il colore vivement les cellules péricardiales et le tissu adipeux, qui, cependant, ne le reprend qu'en certains endroits. Il faut attribuer ces résultats à la nature colloïdale du trypanblau.

d) *Solution de carminate d'ammoniaque à 1 %.*

Résultats comparables à ceux du trypanblau. Das les deux cas les injections étaient supportées difficilement par les larves, ce qui n'a pas permis d'observer les résultats d'une action prolongée dépassant 24 heures. Ce carminate est aussi un colorant colloïdal.

2° Nutrition de la larve par des Insectes préalablement injectés à l'indigo-carmin.

Ces expériences ont été effectuées avec des mouches au laboratoire de Banyuls et ont été poursuivies à Bruxelles, au laboratoire de zoologie de l'Université, à l'aide de vers de farine.

Dans les deux cas, les proies destinées aux larves de Fourmi-lion sont injectées avec une solution d'indigo-carmin à 1 %. Les proies sont capturées vivantes par le Myrméléontide.

La larve d'*Acanthaclisis* peut se nourrir assez régulièrement de trois ou même de deux en deux jours, et nous avons réussi de la sorte à faire manger nos larves, en leur offrant des vers de farine injectés, pendant plus de deux mois. Par cette méthode, comme le colorant, très diffusible, passe assez rapidement dans le sang, dès son arrivée dans le ventricule chylifique, nous retombions dans les cas précédents relatifs aux injections intra-sanguines. Mais le grand avantage de cette méthode de nutrition réside dans la possibilité d'une action prolongée du colorant sur le système urinaire. En effet, le colorant, en arrivant normalement dans le sang, ne détermine pas les traumatismes occasionnés fatalement par une injection intra-hémocoelienne; l'Insecte résiste beaucoup plus longtemps et il est permis d'attendre longtemps avant de rechercher la localisation du colorant dans le système urinaire, ce qui est d'un très précieux concours.

a) *Nutrition par mouches.*

Après 2 heures. Le jabot de la larve est rempli d'une masse d'un bleu intense, qui montre le peu de répulsion témoigné par l'Insecte pour le colorant. Dans les autres parties du tube digestif, même dans le ventricule chylifique, aucune trace de colorant n'était encore discernable.

Après 6 heures. L'intestin moyen est déjà légèrement coloré en plus du jabot. Le liquide contenu dans le sac rectal est très légèrement teinté de bleu. Rien à voir ailleurs, bien que nous devrons admettre plus loin que la présence de colorant dans la poche rectale implique nécessairement sa présence dans les tubes de Malpighi. Cependant, le colorant est extrêmement dilué dans les tubes de Malpighi, tout au moins au début de son élimination. Il est donc à ce moment peu visible; mais plus tard, plus concentré, il sera beaucoup plus apparent.

Après 12 heures. Résultats comparables aux précédents et même, dans une seconde tentative, aussi peu avancés que dans le premier cas. Nous verrons que nous devons imputer ce fait à un retard dans l'absorption des aliments ingérés.

Ces premiers résultats mettent en évidence un fait essentiel, à savoir que la digestion est très lente chez l'*Acanthaclisis* et qu'elle est même sujette à subir des retards importants, ce qui doit être en rapport avec le fait que l'estomac de cet Insecte est toujours très encombré pendant toute la période larvaire.

Après 48 heures. Cette fois, nous voyons très nettement le colorant, outre sa présence dans le jabot et le ventricule chylifique, teinter également les portions hémocoeliennes des tubes de Malpighi. L'intestin est coloré d'une façon notable ainsi que le contenu du sac rectal. Dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, nous n'avons rien observé.

b) *Nutrition par larves de Ténébrion.* — Instruit, par les expériences effectuées à l'aide de mouches, de la lenteur de l'élimination du colorant, lorsque nous les avons reprises avec les vers de farine, nous avons attendu beaucoup plus longtemps avant d'observer l'état de la marche de l'excrétion.

Après 21 jours (observé aussi après 28 jours) de nutrition régulière. Les résultats sont très intéressants, comparables aux résultats obtenus exceptionnellement après injection intra-hémocoelienne (cf. après 3 heures). Les tubes de Malpighi, dans leurs parties libres, sont bourrés de colorant. Il en est de même pour l'intestin postérieur, dans lequel on peut suivre une traînée de la solution colorée jusqu'au sac rectal, également fortement teinté. Les portions juxta-intestinales contiennent également le colorant sous forme de traînées de petites granulations que l'on peut faire voyager à l'intérieur des tubes en appuyant extérieurement sur ceux-ci (fig. 6).

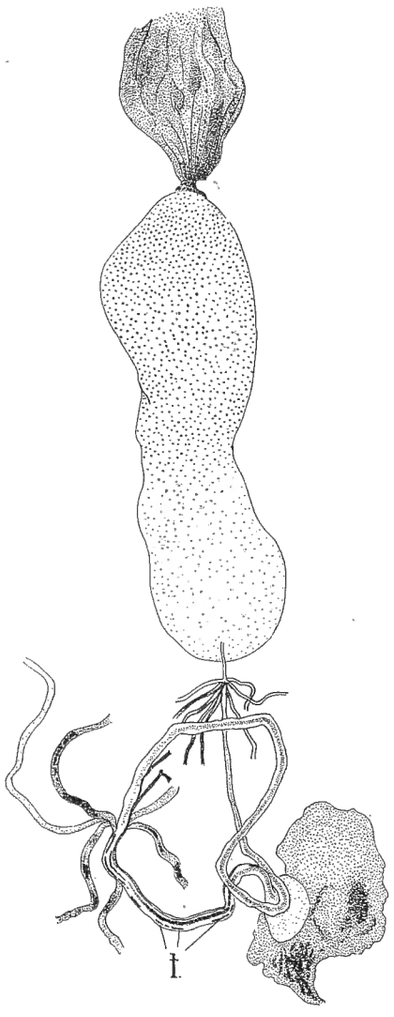


FIG. 6. — Résultat obtenu après nutrition par larves de *Ténébrions* injectées. Les régions ponctuées représentent l'emplacement du colorant plus ou moins concentré suivant l'endroit. La lettre *t*. indique les traînées de colorant incluses dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi.

Après deux mois de nutrition par larves injectées à l'indigo-carmin, nous avons également nourri une larve de nos Fourmis-lions au moyen de larves de Ténébrion injectées à l'alizarine, et nous avons examiné le sujet ainsi traité après 15 jours de cette alimentation supplémentaire. Il y avait encore de l'alizarine dans l'intestin moyen et nous en avons aussi retrouvé, à l'exclusion de tout autre endroit, en certains points des portions libres des tubes de Malpighi. En revanche, ces portions étaient surtout encombrées par l'indigo-carmin qui, en certains points, distendait considérablement les tubes (fig. 1). L'encombrement par de grandes quantités de concrétions bleuâtres était tel que très certainement l'écoulement du colorant vers l'intestin avait été arrêté et l'alizarine, encore éliminée en certains points, n'avait pu continuer son chemin. L'intestin contenait un peu de solution bleuâtre, ainsi que le sac ou évasement rectal. Il n'y avait rien à voir dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi. Nous assistions ici à un encrassement considérable du rein mis en présence (par suite du mode spécial de nutrition de l'Insecte) d'une quantité inusitée de produits urinaires à éliminer. Comme l'indigo-carmin a l'habitude de se précipiter fréquemment en petites granulations cristalloïdes dans la lumière des tubes, leur encombrement est un accident très possible. Il faut toutefois le considérer, comme essentiellement dû à l'expérimentation, car dans les condi-

tions normales les produits d'excrétion, toujours fluides, sont facilement éliminés. L'Insecte doit éviter un encombrement du rein, qui, en empêchant la sécrétion de la soie, ne lui permettrait pas de se métamorphoser.

3° Interprétations des résultats.

Il est évident que nous ne devons pas séparer les expériences d'injection des expériences de nutrition. Dans un cas comme dans l'autre, le colorant vient au contact des tubes de Malpighi. D'après la série chronologique des résultats obtenus, nous pouvons interpréter comme suit les colorations observées.

Le colorant vient, mélangé au sang, se mettre au contact des portions libres hémocoeliennes des tubes de Malpighi et celles-ci commencent par en opérer l'élimination. On constate, en effet, que ces portions des tubes de Malpighi se colorent en premier lieu, à l'exclusion de toute autre partie. Le colorant arrive ensuite dans l'intestin, où les parties antérieures commencent par se colorer, puis les parties postérieures avec l'évasement ou sac intestinal. Celui-ci finit par contenir une solution extrêmement concentrée. Seulement, lorsque la couleur a atteint les régions inférieures de l'intestin, il arrive que l'on observe cette couleur, surtout sous forme de granulations bleues, dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi. C'est la présence parallèle du colorant dans l'intestin terminal (en regard des portions malpighiennes juxta-intestinales) et dans ces portions juxta-intestinales qui est le fait le plus intéressant. Nous dirons, en effet, que le colorant qui se trouve dans ces portions est d'origine intestinale et qu'il a dû être préalablement résorbé par l'épithélium intestinal avant de parvenir dans la poche du bourrelet, où il est repris par les tubes de Malpighi. Selon toute vraisemblance, si l'on en juge, *in vivo*, d'après la marche des opérations, il doit en être ainsi, et nous verrons que la structure histologique du tube digestif confirme cette interprétation.

Lozinski croyait que les fluides excrétés par les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi proviennent du sang et que les épithéliums externes du bourrelet jouent le rôle d'intermédiaire dans ce phénomène. Notre point de vue sur la signification de la recouvrante formée par l'épithélium intestinal qui limite extérieurement le bourrelet est donc tout différent. Nous ne lui attribuons pas le même mécanisme. Nous voyons là une glande rectale, très modifiée sans doute et dont le fonctionnement est spécialisé, mais, comme nous le verrons plus loin, cela est très clair.

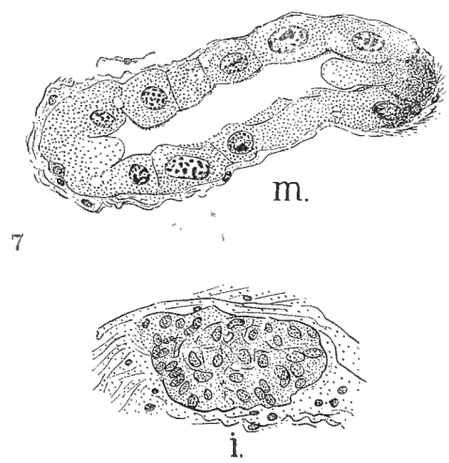
L'interprétation de nos expériences doit donc nous faire admettre que l'eau (chargée d'éléments diffusibles) effectue dans le système « tubes de Malpighi-intestin » un cycle ininterrompu que nous considérons comme très favorable à l'élimination des produits urinaires. Cependant, dans le cas de nos expériences de nutrition, où de continuelles arrivées de colorant dans le sang exigeaient une excrétion intensive, il fallait s'attendre à un encrassement des tubes de Malpighi

(portions libres). Le colorant arrivant dans la lumière des tubes de Malpighi, parcourus eux-mêmes par un courant de solution d'indigo-carmin, risquait de s'y précipiter à la longue. C'est ce que nous avons effectivement observé dans certains cas d'action prolongée du colorant (nutrition), ainsi que nous l'avons signalé. Un tel accident n'arriverait pas si l'intestin expulsait au dehors la totalité des produits malpighiens. Quand Lozinski nous dit que les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi servent probablement à la résorption d'eau, il a raison, mais celle-ci n'est pas « superflue et d'origine sanguine »; il s'agit, au contraire, d'une certaine quantité d'eau reprise du contenu intestinal pour assurer un courant aqueux favorable dans le système urinaire. S'il s'agissait d'une eau superflue d'origine sanguine, les complications des portions juxta-intestinales seraient bien inutiles, puisque les tubes de Malpighi auraient, au contraire, un grand intérêt à être plongés directement dans le sang sur toute leur longueur.

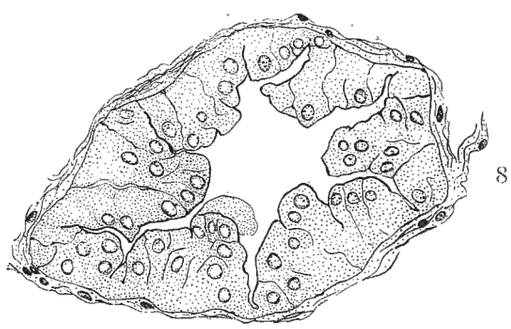
C. — DESCRIPTION HISTOLOGIQUE DE L'INTESTIN ET DES TUBES DE MALPIGHI

1° Intestin postérieur larvaire.

a) Il débute, comme il a été dit, par une *portion courte et étroite dépourvue de lumière*. La figure 7 en montre une coupe transversale; nous voyons le cordon constitué de petites cellules assez nombreuses à limites cellulaires irrégulières. Les cellules ne montrent aucun caractère sécréteur, et rien ne permet de croire non plus qu'une filtration quelconque est permise à ce niveau. Ce fin tractus est entouré d'un revêtement péritonéal pauvre en fibres musculaires.



7



8

FIG. 7. — Coupe transversale de la partie initiale de l'intestin postérieur. — *i.* = intestin; *m.* = tubes de Malpighi au voisinage de l'insertion (même échelle).

FIG. 8. — Coupe transversale de la partie intiale libre de l'intestin postérieur, située au delà des insertions.

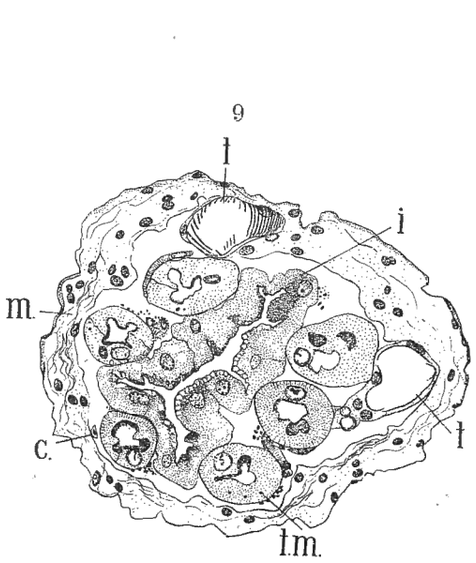
b) Partie initiale libre en U. — Elle suit immédiatement le point d'insertion des tubes de Malpighi. C'est un canal déjà plus large que le cordon précédent, mais dont le diamètre ne dépasse pas sensiblement celui des tubes de Malpighi. Au voisinage des insertions de ces tubes, l'épithélium forme des replis vers l'intérieur, qui, bien que d'aspect irrégulier, permettent de reconnaître ici, comme chez la plupart des autres Insectes, la symétrie hexagonale caractéristique de cette portion du tube digestif. Les cellules sont petites à noyaux petits, et elles sont pourvues d'une cuticule chitineuse bordant le canal central. Cette cuticule est très mince par endroits (ce qui doit être mis en rapport avec l'absence d'excréments dans le canal), mais elle est cependant reconnaissable aux forts grossissements. Au début, les cellules épithéliales ne présentent aucune particularité qui nous permettrait de leur attribuer un rôle quelconque (fig. 8), mais au fur et à mesure que l'on s'éloigne du voisinage des insertions, les plis deviennent de moins en moins apparents, les cellules deviennent de plus en plus grandes et l'on voit apparaître de petites vacuoles dans le cytoplasme. Nous les retrouverons plus loin, où nous dirons leur signification. L'intestin est entouré d'une membrane péritonéale où les éléments musculaires sont rares ou même absents.

c) Partie en connexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi. — Celle-ci comprend la région étroite et la région du bourrelet.

La région étroite est un tube à paroi plissée irrégulièrement; 6 tubes de Malpighi courent à sa surface externe et ils sont entourés eux-mêmes par une membrane péri-intestinale formant un manchon péri-intestinal relativement épais (fig. 9). Les cellules épithéliales ont un caractère nettement sécréteur : ce sont de grandes cellules à gros noyaux, et il n'est pas rare d'observer des séries de petites vacuoles au-dessous de la cuticule chitineuse, toujours mince, tandis que le cytoplasme sous-jacent, d'abord légèrement basophile et contenant le noyau, devient progressivement plus acidophile et se garnit de vacuoles parfois très grosses en direction basale.

La région élargie du bourrelet se distingue essentiellement de la portion précédente par le remplacement du manchon péri-intestinal, par un double épithélium, que nous nommerons *la recouvrante*. Ce bourrelet semble être accolé latéralement contre le sac rectal; en réalité, il est rejeté latéralement par une déformation inégale du sac rectal. Il est formé, comme l'ont montré Mac Dunnough et Lozinski, par un repli intestinal de la région initiale de l'évasement, qui est relevé vers l'avant, délimitant (entre le repli et l'intestin) une cavité dans laquelle sont logées les extrémités des tubes de Malpighi. A ce repli épithélial fait suite, vers le haut, le manchon péri-intestinal, ce qui assure une parfaite solution de continuité à la paroi qui sépare de l'hémocoele la cavité malpighienne.

Les coupes transversales, pour peu que le tube digestif ne soit pas tout à fait bien orienté, peuvent passer obliquement par la recouvrante et le manchon péri-intestinal en même temps (fig. 10). Plus bas encore (fig. 11), comme le bourrelet précède immédiatement l'évasement intestinal contre lequel il a l'air d'être appli-



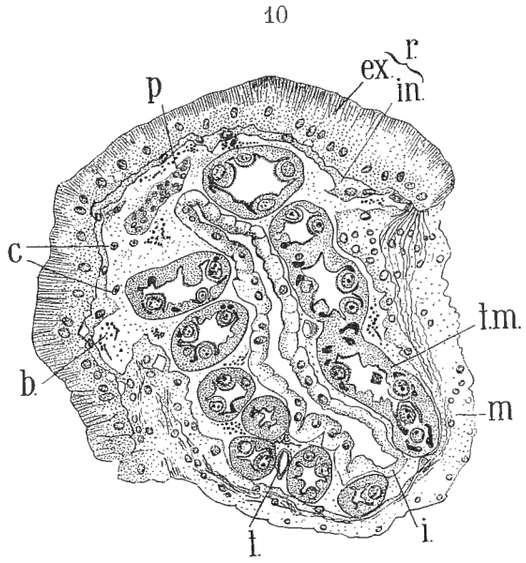


FIG. 9. — Coupe transversale de la partie intestinale en connexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, région étroite. — *i* = intestin; *t.m.* = tubes de Malpighi (6); *t* = trachées; *c* = cellule sanguine; *m.* = membrane péri-intestinale.

FIG. 10. — Coupe transversale de la partie intestinale en connexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, début de la région du bourrelet. — *i* = intestin; *t.m* = tubes de Malpighi; *t* = trachée; *c* = cellules sanguines; *p* = plasmode formé d'amœbocytes; *b* = bacteries; *r* = recouvrante formée de l'épithélium externe (*ex*) et de l'épithélium interne (*in*); *m* = membrane péri-intestinale.

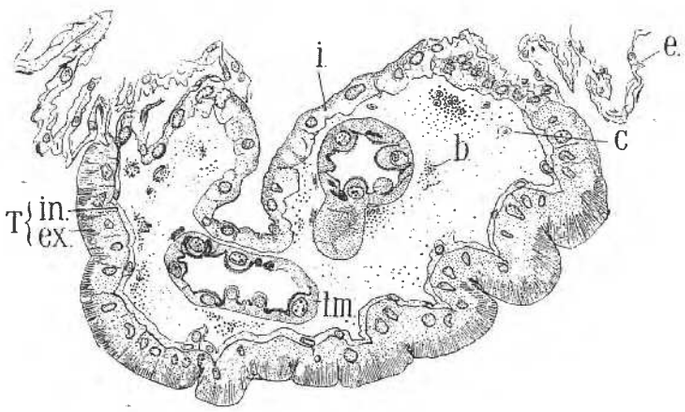


FIG. 11. — Coupe transversale de la partie intestinale en connexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, région terminale du bourrelet. — *i* = épithélium intestinal en regard des tubes de Malpighi; *e.* = épithélium intestinal de l'évasement; T = recouvrante; *in.* = épithélium interne; *ex.* = épithélium externe; *t.m.* = tubes de Malpighi; *c* = cellules sanguines; *b.* = bactéries.

qué, les coupes montrent la recouvrante en solution de continuité avec l'épithélium intestinal de l'évasement et limitant donc une poche latérale appliquée contre celui-ci. L'histologie de l'épithélium intestinal (évasement) et des deux épithéliums de la recouvrante est très intéressante.

L'épithélium de l'évasement intestinal est une paroi mince, extrêmement plissée, à noyaux petits et à cuticule chitineuse mince, quoique cependant visible, contrairement à ce que Lozinski a signalé. Le même épithélium, en regard du sac malpighien, est très différent (fig. 12) : grandes cellules à gros noyaux et présentant une grande activité de sécrétion aqueuse telle que le montre bien la figure. Cette sécrétion est comparable aux mêmes images observées à un niveau intestinal précédent, mais elle prend ici une importance plus grande.

La recouvrante, repli de l'intestin, est formée de deux assises cellulaires très différentes (fig. 13). Nous avons constaté, après de bonnes fixations, que les deux épithéliums étaient étroitement appliqués l'un contre l'autre. Lorsqu'un espace existe entre eux, faut-il y voir un décollement artificiel? Il est possible que chez le Fourmi-lion ordinaire il n'y a pas d'accolement (cf. Lozinski); mais chez *Acanthaclisis*, c'est une disposition tout à fait normale. L'épithélium interne est une assise cellulaire formée de cellules aplaties bien distinctes dont les noyaux sont grands et dont le cytoplasme est éventuellement garni de vacuoles. L'épithélium externe, au contraire, montre de hautes cellules cylindriques à cytoplasme plus basophile que celui des cellules précédentes. Les gros noyaux sont confinés dans la moitié cellulaire qui touche l'épithélium interne; dans cette moitié on distingue fréquemment des vacuoles. Dans l'autre moitié des cellules le cytoplasme montre des striations très apparentes qui peuvent occuper jusqu'aux deux tiers de la cellule. Ces striations sont extrêmement visibles et n'importe quel fixateur les met en évidence. Nous les considérons comme une différenciation permanente du cytoplasme. Entre les deux épithéliums, comme le montre la figure 13, on observe un épaississement assez tourmenté qui les limite très nettement. Il est d'aspect et de nature chitineux et ne représente pas autre chose que le revêtement chitineux interne propre à l'intestin postérieur. N'oublions pas, en effet, que la recouvrante est un repli intestinal, ce que vient corroborer la pellicule chitineuse en question.

d) Passons maintenant à l'*évasement intestinal* qui constitue le réservoir à soie au moment de la nymphose. Cet évasement est limité par un épithélium très mince à cytoplasme acidophile avec petits noyaux. La paroi est revêtue d'une chitine très mince (mais toujours présente, quoi qu'en dise Lozinski) et les éléments péritonéaux externes avec fibres musculaires striées s'observent à l'extérieur. Cette paroi n'a aucun caractère sécréteur et limite un simple réservoir.

e) *Interprétation physiologique.* — Nous trouvons également, comme les auteurs précédents, une interruption complète, entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur, constituée par le cordon cellulaire plein du début de l'intestin. Le reste de l'intestin, qui présente un canal central et qui reçoit uniquement les

produits de sécrétion des tubes de Malpighi, est le siège d'une active résorption aqueuse. D'abord nulle au début de la région libre, elle s'accuse de plus en plus, pour prendre le plus d'importance au niveau de la partie intestinale en con-

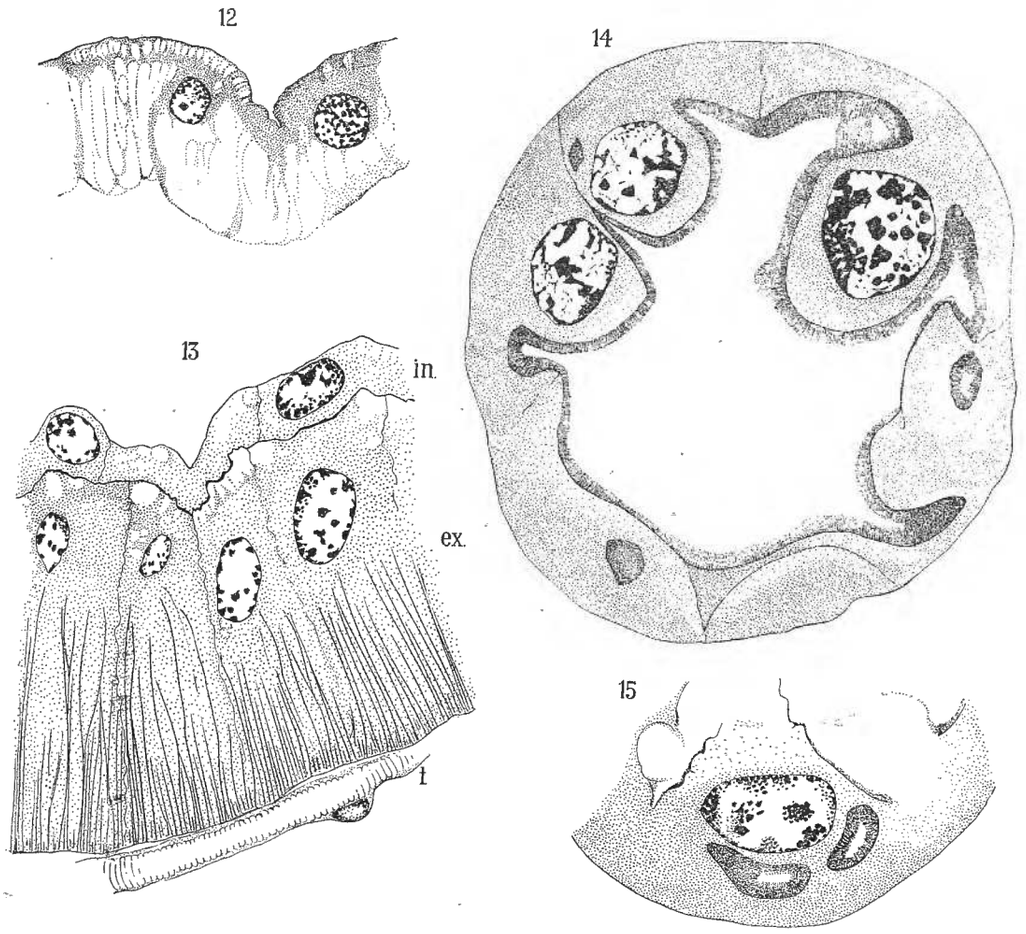


FIG. 12. — Coupe de l'épithélium intestinal en regard des tubes de Malpighi, au niveau du bourrelet.

FIG. 13. — Coupe de la recouvrante intestinale du bourrelet montrant les détails cytologiques des deux assises cellulaires. — *in.* = épithélium interne; *ex.* = épithélium externe; *t.* = trachée.

FIG. 14. — Coupe transversale du segment I des tubes de Malpighi, portion élargie au niveau du bourrelet. Stade de repos.

FIG. 15. — Idem. Stade de sécrétion active.

nexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi. Au niveau de l'évasement rectal, qui doit être considéré comme un simple réservoir, une telle résorption n'existe qu'en regard du bourrelet, au niveau des extrémités terminales des tubes de Malpighi.

L'eau provenant de cette résorption arrive donc surtout au contact des portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi et aussi au contact de la recouvrante. Nous croyons pouvoir reconnaître à cette dernière un rôle de sécrétion en direction de l'hémocoele et notamment celui de régulariser la teneur en eau du liquide sanguin, ce qui s'effectue donc aux dépens des fluides intestinaux.

L'épithélium interne de la recouvrante nous paraît effectuer simplement une filtration, tandis que les hautes cellules du revêtement externe constitueraient le régulateur en question. Nous verrons plus haut un important argument en rapport avec cette interprétation et qui mettra en jeu la structure du tube digestif de l'adulte.

2° Les tubes de Malpighi.

Ainsi que Lozinski l'a bien montré, 6 tubes de Malpighi montrent trois segments bien différents. Il y a le segment élargi au niveau du bourrelet, le segment intermédiaire dans la région étroite des connexions juxta-intestinales et le segment libre où le tube parcourt, dans l'hémocoele, la plus grande partie de son trajet. Les deux autres tubes de Malpighi sont évidemment réduits à cette dernière portion. Ces différentes portions ont été généralement bien décrites par Lozinski. Les figures 14 à 20 nous montrent que l'*Acanthaclisis* ne diffère pas des autres Myrméléontides.

a) Dans le *segment I* (fig. 14), le noyau énorme occupe généralement un renflement cellulaire important, et de part et d'autre de celui-ci s'enfoncent fréquemment des canalicules qui peuvent être coupés tangentiellement ou transversalement. Ils augmentent considérablement la surface interne des cellules. Cette surface interne est recouverte d'une bordure en brosse tout à fait caractéristique dont les éléments sont extraordinairement fins et serrés. Le cytoplasme de la base est plus basique que le cytoplasme apical. La figure 14 nous montre un stade de repos. Au moment d'une sécrétion active (fig. 15), on voit se former de grosses vacuoles dans la portion apicale de la cellule. Le cytoplasme apical, plus acidophile, moins dense, déjà signalé, fait place à une vacuole qui distend la bordure externe. La bulle fait hernie de plus en plus et finit par éclater dans la lumière du tube. Cette sécrétion aqueuse ne se fait donc pas sans provoquer l'éclatement d'une partie de la cellule, qui doit être réparée. Au moment de cette sécrétion, les cellules s'aplatissent davantage; le tube se distend, accroît son diamètre et par suite la capacité de son canal central.

Il ne faut pas croire que les portions I sont plongées uniquement dans l'eau d'origine intestinale. Au contraire, le liquide qui les environne est aussi constitué par du sang. La substance floculeuse, que Lozinski voyait à cet endroit dans ses coupes, est du plasma sanguin et nous avons trouvé les cellules sanguines correspondantes (fig. 16). Nous en avons trouvé qui appartiennent à deux types

différents. D'abord des cellules très aplaties, qui, vues de face, sont régulièrement ovales (fig. *a*). Le noyau est aussi ovale et le cytoplasme est garni de petites inclusions acidophiles arrondies. Tout autour de la cellule existe une différenciation très basophile en forme d'anneau qui entoure la cellule comme une ceinture, là où son diamètre est le plus grand. Cet anneau se reconnaît en vue latérale (fig. *b*) et même en coupe transversale (fig. *c*). L'autre type de cellules est une espèce d'amoebocyte, cellule de forme variable, d'un diamètre un peu plus petit, à noyau lobé plus grand et à cytoplasme homogène (fig. *d* et *e*). Nous avons observé (fig. 17) des symplastes formés par ces amoebocytes, sym-

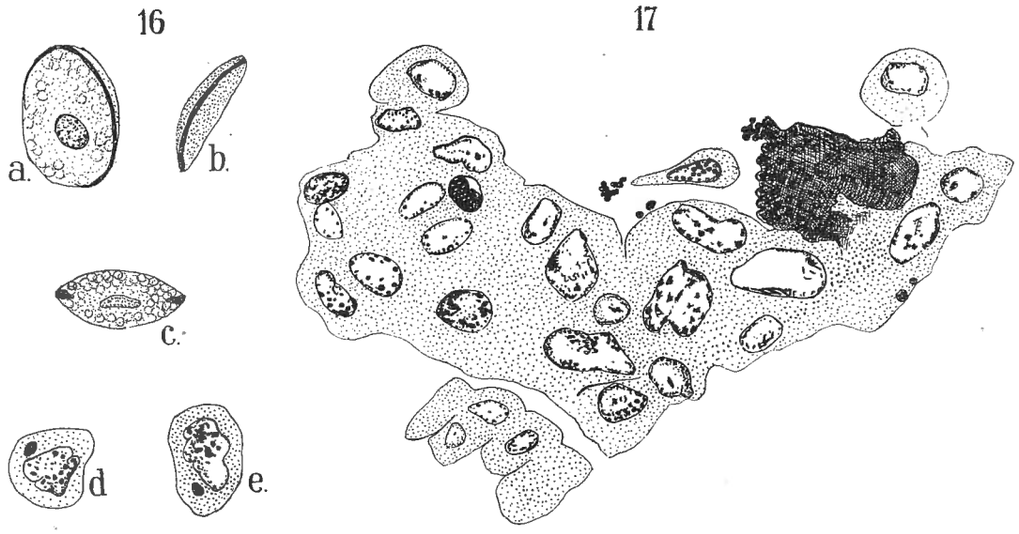


FIG. 16. — Cellules sanguines observées dans la cavité malpighienne juxta-intestinale. *a.* = globule ovale en vue polaire; *b.* = idem, en vue latérale; *c.* = idem, en coupe transversale; *d.* et *e.* = amœbocytes.

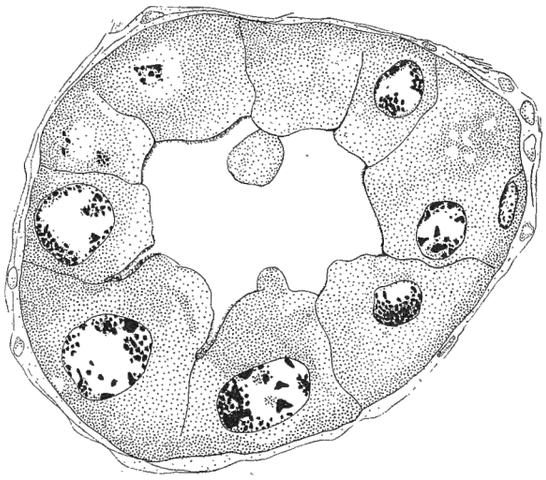
FIG. 17. — Symplaste, formé par des amœbocytes et vu en coupe transversale, situé dans la cavité malpighienne juxta-intestinale.

plastes qui atteignent en diamètre celui des tubes Malpighi. Dans une série de coupes nous avons observé le liquide inter-malpighien envahi par des granulations très basophiles, régulièrement arrondies et pouvant former des chapelets (fig. 10 et 11); nous avons cru pouvoir les interpréter comme étant des bactéries. D'après nos coupes, les amoebocytes se chargeraient de les éliminer, ce qui est tout naturel, mais nous avons observé en outre une image (fig. 17) où le symplaste amoebocytaire nous a paru effectuer la digestion d'un ensemble de bactéries agglutinées.

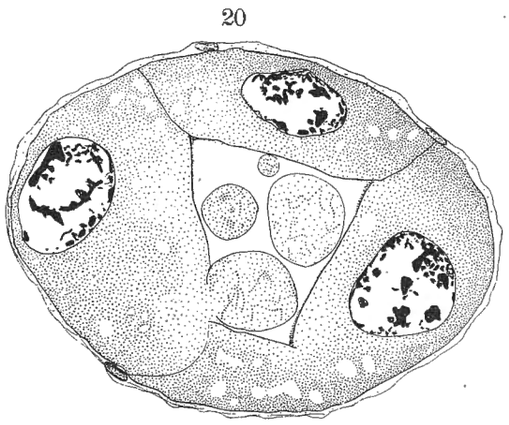
b) Le segment II est, comme le montre la figure 9 comparée à la figure 11, atténué. Il ne constitue pas un simple élément de raccord avec la portion libre, comme le supposait LOZINSKI. On y retrouve la même activité que plus bas, mais

celle-ci va en diminuant progressivement jusqu'au niveau où les portions libres viennent rejoindre l'intestin.

c) Le segment III est la région excrétrice par excellence. Il y a 2, 3 ou 4 cellules en coupe transversale sur la majeure partie de sa longueur, mais, au voi-



18

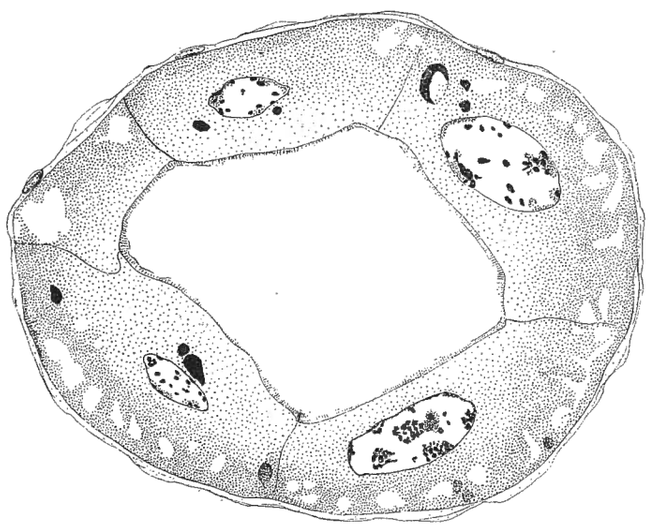


20

FIG. 18.
Coupe transversale du segment III des tubes de Malpighi, portion hémocœlienne libre, au voisinage de son insertion.

FIG. 19.
Coupe transversale du segment III des tubes de Malpighi, portion hémocœlienne libre, à distance de l'insertion.

FIG. 20.
Coupe transversale du segment III des tubes de Malpighi, portion hémocœlienne libre, à distance de l'insertion. — Images de sécrétion mérocrine.



19

sinage des insertions, ce nombre peut doubler (fig. 18). La cellule contient un gros noyau et le cytoplasme, plus basophile du côté basal, limite des vacuoles plus ou moins nombreuses qui paraissent généralement vides; mais certaines d'entres elles prennent parfois l'acide osmique. Celles-ci ont la forme de taches irrégulières ou bien se présentent sous la forme de croissants (fig. 19). Nous ne pouvons pas nous prononcer sur la nature de ces enclaves qui

représentent peut-être une modification de l'appareil de Golgi. Nous avons également observé de nombreuses images de *blasenformigen Sekretion* (fig. 20), sécrétion mérocrine, et dans les fragments cellulaires ainsi détachés nous avons repéré de petits granules basophiles que Lozinski a interprétés comme étant le résultat d'une sécrétion nucléaire. Nous ne pouvons pas affirmer que le noyau prenne une part aussi directe à la sécrétion, car nous n'avons pas vu, de notre côté, des éléments nucléaires figurés quitter le noyau d'une manière indiscutable. Nous ne trouvons cependant pas cela invraisemblable, car, en certains points, le noyau semble manquer de limite, et ailleurs il n'est pas rare de trouver une vacuole appuyée intimement contre le noyau. Le bord interne de la cellule est pourvu d'une bordure en brosse, mais elle est très fine et parfois interrompue, sujette à se déchirer au cours de la sécrétion, quitte à se reformer après selon toute probabilité. Il convient d'ajouter que les deux tubes qui ne contractent pas de connexion avec l'intestin ne diffèrent pas des portions hémocoeliennes des six autres.

d) Interprétation physiologique. — Le segment I est certainement le siège d'une sécrétion active de par la structure histologique des cellules et il n'est pas douteux qu'il reprend, en grande partie, l'eau résorbée par l'épithélium intestinal. Il y a alternance de phases de repos et de phases de sécrétions abondantes. La signification des boursouflures cellulaires, si caractéristiques dans ce segment malpighien, doit probablement être mise en rapport avec l'absence d'une musculature malpighienne quelconque. Nous pensons que ces boursouflures, qui ne constituent d'ailleurs pas une différenciation permanente, s'accusent surtout en période de repos pour éviter une baisse de pression à l'intérieur du tube, baisse qui pourrait faire revenir en arrière les produits de sécrétion. Le segment II n'est pas un simple canal d'écoulement, mais il montre encore la même activité que le segment I. Dans le segment III, siège d'une excrétion très active, intervient une sécrétion mérocrine plus abondante que dans le segment I. Ce segment est le véritable rein d'élimination. Bien qu'il faille considérer que les éléments sécrétés en I et III ne sont pas de même nature et que I soit surtout un organe de filtration aqueuse, les deux portions sont plongées dans le même milieu : le sang. Toutefois, l'espace limité autour de l'intestin, occupé par les segments I des tubes, est séparé de l'hémocoele pour recevoir l'eau d'origine intestinale et pour permettre une répartition judicieuse de ces fluides résorbés par l'épithélium intestinal. Sans cette séparation, l'eau résorbée retournerait directement et entièrement au sang.

3° Glandes rectales de l'intestin adulte et leur analogie probable avec la recouvrante de l'intestin larvaire.

a) *Description de la glande rectale adulte.* — L'épithélium rectal est garni d'une série d'épaississements disposés tout autour de la lumière (il y en a six principaux, semble-t-il) et qui alternent avec des intervalles épithéliaux non épaissis,

où, au contraire, les cellules sont très minces. Au niveau d'une glande rectale nous voyons, en coupe transversale (fig. 21), de hautes cellules cylindriques qui forment une assise épaisse. Les noyaux sont disposés généralement au centre de la cellule, qui montre de belles vacuoles ovales dans le genre de celles que montre l'épithélium externe de la recouvrante. Avec cette différence cependant que les hautes cellules des glandes rectales ne montrent pas cette belle striation apicale observée dans les cellules de la recouvrante. Ici, les cellules paraissent présenter un cytoplasme hétérogène d'un autre type. Au centre, le cytoplasme est plus hyalin avec noyau et, à la périphérie, il y a une zone plus condensée, peut-être

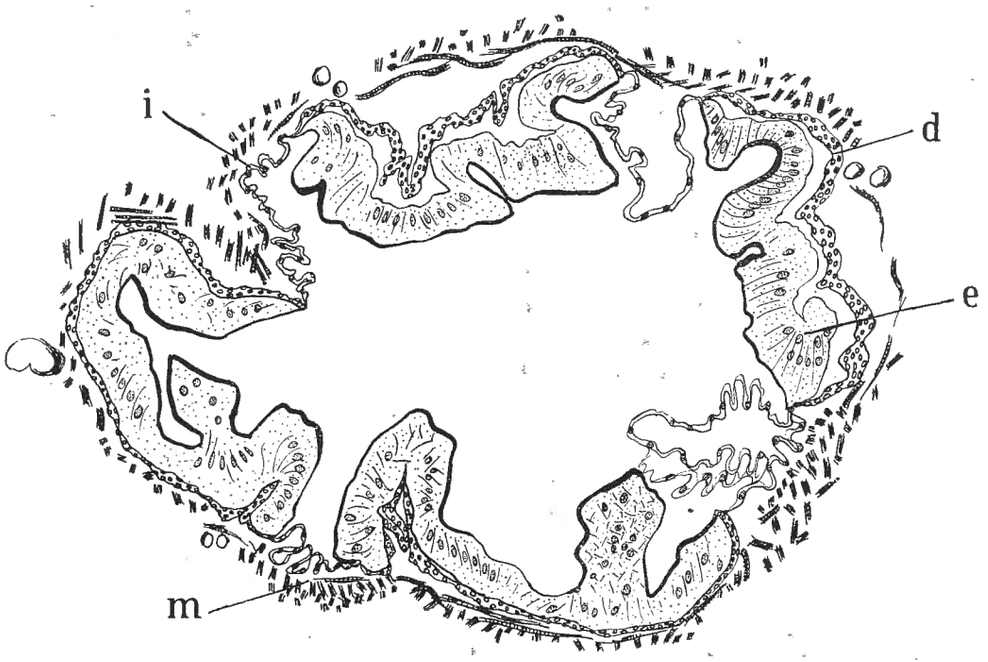


FIG. 21. — Coupe transversale du rectum de l'*Acanthaclisis* adulte. — *e* = épaississement épithélial formant la glande rectale; *i* = région intermédiaire mince; *d* = doublure épithéliale de la glande; *m* = musculature.

fibrillaire; mais comme nous n'avons disposé que d'un tube digestif unique, fixé au Bouin, la question n'est pas tranchée. Les vacuoles apparaissent dans les zones hyalines.

Cet épithélium est doublé extérieurement par une membrane cellulaire assez inattendue, mince, à noyaux très petits et qui est un repli intestinal venant se disposer à la surface externe de l'intestin. MAC DUNNOUGH a décrit des glandes rectales semblables chez *Chrysopa perla* L.; il signale l'épaisseur de la glande elle-même, puis il parle d'un épithélium externe unicellulaire.

Nous ne sommes pas d'accord sur ce dernier détail, tout au moins en ce qui concerne *Acanthaclisis*. La membrane externe n'est pas unicellulaire ici, mais, en dépit de sa minceur et de la disposition très irrégulière des noyaux, il est

facile de reconnaître que sa constitution est double et qu'il s'agit d'un repli intestinal

b) *Interprétation physiologique.* — Les glandes rectales ont été considérées par V. B. Wigglesworth comme des régulateurs de la teneur en eau du sang, destinés à dessécher les excréments passant au niveau du rectum. Ces glandes ne doivent pas être comprises autrement chez *Acanthaclisis* (comme aussi chez *Chrysopa*). L'originalité consiste dans la présence d'un épithélium externe qui sépare l'épaississement rectal de l'hémocoele; cette doublure n'existe pas chez la plupart des autres insectes et son rôle physiologique n'est pas clair. Quant à la glande rectale elle-même, elle nous paraît très comparable à l'assise cellulaire externe de la recouvrante de la larve. Nous ignorons, ne sachant pas ce qui se passe au cours de la métamorphose, si l'analogie que nous voyons ne résulte pas d'une homologie réelle, c'est-à-dire si, au cours des transformations nymphales, les glandes rectales ne dérivent pas de l'épithélium externe de la recouvrante. Ce qui est plus évident, c'est l'analogie de leur fonction. Songeons, en effet, que les deux épithéliums du repli intestinal formant la recouvrante chez la larve ne sont pas toujours accolés (séparés chez *Myrmeleon*, d'après Lozinski); dans ce cas, la cavité qui les sépare est directement en communication avec la cavité de l'évasement intestinal. Il est facile de comprendre alors que l'épithélium épaissi externe peut jouer le rôle d'une glande rectale ordinaire. Chez *Acanthaclisis*, où les deux épithéliums sont accolés, le fonctionnement n'est pas identique. L'eau sécrétée par l'épithélium externe provient de la cavité malpighienne et doit filtrer à travers l'épithélium interne de la recouvrante avant de lui parvenir.

IV. — CONCLUSIONS

Si nous comparons les résultats du présent travail aux faits déjà connus, voici les conclusions nouvelles auxquelles nous pouvons nous arrêter :

En ce qui concerne l'anatomie du tube digestif, rien de très nouveau n'a été observé. L'anatomie d'*Acanthaclisis* reste très comparable à celle des autres Myrméléontides et même à celle de l'ensemble des Hémérobiiformes, dont les tubes digestifs larvaires ou adultes ont été décrits à différentes reprises. Nous avons donné du tube digestif larvaire des figures exactes où la situation, les connexions et les proportions des différents organes ont été respectées. En contradiction avec les auteurs récents, nous avons vu les 8 tubes de Malpighi venir se juxtaposer en couronne autour de l'intestin, là où Lozinski, par exemple, n'en voit aboutir que 6. Cependant, comme pour les autres Myrméléontides, 6 tubes seulement entrent dans le complexe juxta-intestinal. Le tube digestif adulte a été représenté; il montre de grandes différences avec celui de la larve, comparables à celles que Ramdhor a signalées le premier; mais nous n'avons pas vu les extrémités aveugles des tubes de Malpighi venir s'appuyer sur l'intestin, comme une de ses figures le représente.

Les résultats de nos expériences de nutrition à l'aide d'insectes préalablement injectés et ceux résultant d'injections intrahémocoeliennes nous ont permis d'arriver à des conclusions toutes différentes de celles de Lozinski.

Nous considérons que les produits d'excrétion sont séparés du sang au niveau des portions libres, atteignent l'intestin postérieur, où une partie des éléments aqueux est résorbée; celle-ci passe dans la poche malpighienne, où les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi se chargent de les reprendre, tout au moins en partie. En effet, tant que le colorant n'a pas atteint l'intestin postérieur, il n'est pas décelable dans ces portions malpighiennes; quand on l'y trouve, il existe toujours également dans la moitié terminale de l'intestin postérieur. Nous en avons déduit qu'il provenait de cet intestin et que celui-ci serait donc le siège d'une intense résorption aqueuse. Les segments juxta-intestinaux seraient donc des régions d'absorption aqueuse, les segments libres étant surtout les portions sécrétrices des produits d'excrétion. Nos conclusions rendent compte d'un fait qui ne paraissait pas clair jusqu'à présent. On ne s'expliquait pas pourquoi seules les portions libres hémocoeliennes des tubes de Malpighi sécrètent la soie au moment de la nymphose, à l'exclusion des portions juxta-intestinales. La signification fonctionnelle spéciale que nous avons réservée à ces dernières leur interdit une telle participation. Elles interviennent spécifiquement dans la fonction urinaire, qui reste effectivement la fonction la plus importante des tubes de Malpighi, ici comme chez tous les autres Insectes.

L'étude histologique de l'intestin est venu apporter une belle confirmation aux conclusions que nous avons pu tirer de nos résultats d'expérience. Dans l'intestin, la structure histologique des cellules est de nature à nous faire croire indubitablement à une résorption aqueuse, qui, peu prononcée dans la partie initiale, devient surtout évidente au niveau de la partie en corrélation avec les tubes de Malpighi. L'évasement intestinal proprement-dit (appelé aussi sac, cæcum, etc.) est, à notre sens, une vessie urinaire d'abord, un réservoir à soie par occasion au moment de la nymphose.

Chez la larve d'*Acanthaclisis*, les deux feuillets de la recouvrante ne sont pas séparés, comme cela a été signalé par Lozinski pour le *Myrmeleon* et par Mac Dunnough pour *Chrysopa*. Nous en avons donné la description histologique qui interdit, à priori, une sécrétion aux dépens d'éléments d'origine hémocoelienne, ce qui est en contradiction avec l'interprétation de Lozinski au même titre que les résultats de nos expériences. D'autre part, l'absence presque complète d'insertions musculaires à sa surface externe élimine complètement l'hypothèse de Mac Dunnough.

Au contraire, la structure histologique de l'épithélium externe de ce bourrelet fait croire à une sécrétion s'effectuant aux dépens du liquide intermalpighien de l'espace péri-intestinal. L'accolement des deux épithéliums de la recouvrante n'avait pas encore été signalé; il faut y voir une adaptation fonction-

nelle nouvelle. Lorsqu'il existe un espace intermédiaire, le liquide qui y est contenu est le même que celui de l'évasement intestinal, sans contestation possible (puisque les deux cavités communiquent), et l'épithélium externe jouerait alors comme une glande rectale qui régulariserait, aux dépens de ce liquide, la teneur en eau du plasma sanguin. Telle doit être, si la lacune existe effectivement, l'interprétation de la structure signalée par Lozinski chez *Myrmeleon* et dont il a donné une interprétation si différente. Chez *Acanthaclisis*, où l'accolement existe, il ne faut pas attribuer à l'épithélium externe de la recouvrante un rôle différent, mais il faut situer la source du liquide qu'il rend au sang dans l'espace intermalpighien; il lui parvien après avoir filtré à travers l'épithélium interne de la recouvrante.

Comme Lozinski, nous voyons trois segments dans les tubes de Malpighi. Le premier et le second, juxta-intestinaux, ne nous paraissent pas cependant essentiellement différents l'un de l'autre, mais nous voyons dans le second segment décroître l'active absorption aqueuse qui caractérise le premier. Pour ce qui intéresse spécialement le premier segment, relativement plus élargi, nous ne croyons pas, comme Lozinski, que les boursouflures cellulaires limitant des canalicules « intra-cellulaires » constituent un accroissement de surface permettant une sécrétion plus active. Il s'agit surtout, à notre sens, d'un accroissement de volume qui, au moment d'un arrêt de la sécrétion, est destiné à pallier à une baisse de pression. Les segments libres hémocoeliens, en tant qu'organes urinaires, constituent la région émonctoire par excellence, dans lesquels on observe une sécrétion mérocrine abondante avec participation nucléaire possible (ce qui a été admis entièrement par Lozinski), mais qui nous semble exiger encore de très délicates recherches complémentaires.

Nous avons décrit également les glandes rectales adultes, qui nous paraissent tout à fait comparables aux différenciations analogues que Mac Dunnough a signalées chez *Chrysopa*. Ces épaississements, que l'on peut donc comparer, ainsi que nous l'avons fait, à l'épithélium externe de la recouvrante larvaire, sont doublés extérieurement d'une membrane continue dans laquelle nous voyons une dualité qui permettrait de l'envisager comme étant un repli intestinal. Ceci n'est pas sans intérêt, puisqu'un repli comparable existe chez la larve, mais sa signification fonctionnelle chez l'imago n'a pu être établie.

Disons encore que le grand intérêt des Hémérobiiformes réside dans la séparation morphologique, à l'arrière du corps, d'un système rénal indépendant. L'absence de communication entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur fait que ce dernier est uniquement en relation avec les tubes de Malpighi, dont il constitue un véritable canal collecteur. C'est un tube uniquement urinaire, l'urine s'accumulant dans une sorte de vessie qui est l'évasement intestinal, où elle subit une certaine concentration avant son expulsion périodique sous forme de petites gouttelettes jaunâtres. Cette concentration est évidemment à mettre en rapport avec la résorption aqueuse qui existe au niveau de l'intestin et dont nous nous

sommes particulièrement occupé. L'importance physiologique si évidente, au point de vue uniquement urinaire, du dispositif établi par l'intestin et les tubes de Malpighi doit être mise en avant et elle doit être considérée comme plus importante que l'utilité que cet isolement pourrait présenter au moment de la sécrétion de la soie.

Nous ne pouvons terminer sans établir une dernière comparaison d'ensemble entre nos anciennes conclusions établies chez le Ténébrion et celles que nous venons d'envisager. Chez le Ténébrion existait ce que nous avons appelé le dispositif du crytonéphridisme, établissement d'une juxtaposition entre une partie de l'intestin postérieur et les extrémités des tubes de Malpighi, suivant une disposition un peu comparable à ce qui existe chez les Hémérobiiformes. Si une comparaison anatomique n'est pas permise, au point de vue fonctionnel nous étions arrivé néanmoins à considérer que les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi de ce Coléoptère cryptonéphridié avaient, au moins en partie, la fonction d'absorber un liquide d'origine intestinal. Ici aussi une telle idée est mise en avant et cette belle analogie montre combien cette résorption aqueuse répond, chez les Insectes, à des exigences profondes, qui se sont réalisées par des connexions comparables, mais en rapport avec des dispositifs différents.

D'autre part, le présent travail apporte des arguments nouveaux pour l'établissement d'une analogie fonctionnelle permise, à notre avis, entre le tube de Malpighi et le tube urinaire du rein des Vertébrés. La spécialisation fonctionnelle des extrémités distales des tubes de Malpighi, destinées au captage de l'eau intestinale, nous permet de voir, une fois de plus, trois régions essentielles dans le tube urinaire de l'Insecte, comme cela est vrai pour le tube urinaire du Vertébré. Nous avons dans les deux cas : 1° une région de récupération de l'eau (segment malpighien I et II, glomérule); 2° une région émonctoire (segment III, tube contourné), et 3° une région de résorption aqueuse (intestin postérieur, segment grêle).

Nous croyons donc se confirmer une analogie réellement étroite entre la fonction urinaire de certains Insectes et celle des Vertébrés. De telles analogies fonctionnelles, qui ont d'ailleurs été effectivement reconnues pour d'autres organes, ne doivent pas nous étonner.

Université libre de Bruxelles (*Laboratoire de Biologie animale*).

V. — BIBLIOGRAPHIE

BRAUER, F., Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verhandlung der Neuropteren. (*Verhandlungen d. zool. und bot. Ges.*, Wien, V, 1855.)

BURMEISTER, H., Handbuch der Entomologie, II, Halle, 1832.

DUFOUR, L., Recherches anatomiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. (*Mém. mathém. d. Sav. étrang.*, Paris, VII 1841.)

— Mémoire sur les vaisseaux biliaires ou le foie des Insectes. (*Ann. Sci. nat.*, Paris, sér. 2, XIX, 1843.)

DUFOUR, L., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. (*Mém. Acad. Sci.*, Paris, VII, 1861.)

DUTROCHET, Recherches sur la métamorphose du canal alimentaire chez les Insectes. Paris, 1818.

GERSTAECKER, Ueber zwei eigentümliche von *Gastropacha neustria* und *Myrmeleon formicarius* beobachtete Modificationen der Harnsaüre Absonderungen. (*Sitzungsber. der Gesellsch. naturforschender Freunde*, Berlin, 1908.)

GIARD, A., Communication. (*Bull. et Ann. Soc. entom. de France*, Paris, LXIII, 1894.)

HAGEN, H. A., On the larvae of *Hemerobina*. (*Proc. of Boston Soc. of Nat. Hist.*, Boston, XV, 1872-1873.)

KOWALEWSKY, A., Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. (*Biol. Centralbl.*, Leipzig, IX, 1889-1890.)

LAMPE, M., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Larve von *Sysira fuscata F. Dissert. Univer.*, Berlin (Druck. W. Röwer), 1911.

LENGERKEN, H. VON, Extraintestinale Verdauung. (*Biol. Centralbl.*, Leipzig. XLIV, 1924.)

LEYDIG, FR., Zum feineren Bau der Arthropoden. (*Arch. f. Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin*, Berlin, 1855.)

LOZINSKI, P., Ueber die Malpighischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven als Spinndrüsen. (*Zool. Anzeiger*, Leipzig, XXXVIII, 1911.)

— Untersuchungen über die Histologie und Cytologie der Malpighischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven. (*Bull. intern. Acad. polon. Sci. et Lettres, Cl. des Sci. math. et nat.*, Cracovie, 1921 [1922].)

— Cytologische Untersuchungen über die Umwandlung der Malpighischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven in Spinndrüsen und über die Spinnstoffsekretion. (*Idem*, 1921 [1922].)

— Histologischen Untersuchungen über den darm der Myrmeleonidenlarven. (*Idem*, 1921 [1922].)

MC DUNNOUGH, J., Ueber den Bau des Darms und seiner Anhänge von *Chrysopa perla* L. (*Arch. f. Naturgesch.*, Berlin, LXXV, 1909.)

MEINERT, F., Contribution à l'anatomie des Fourmis-lions. (*Oversigt over det Kong. Danske Videnskab. Selskabs*, Kjöbenhavn, 1889.)

POLL. M., Contribution à l'étude des tubes de Malpighi des Coléoptères. Leur utilité en phylogénèse. (*Rec. Inst. zool. Torley-Rousseau* [Univ. Bruxelles], IV, fasc. 1, 1932.)

— Les rapports du tube digestif avec les tubes de Malpighi chez les Buprestides. (*C. R. V^e Congrès intern. Entom.*, Paris, 1932 [1933].)

— L'anatomie du tube digestif de quelques Buprestides avec observations spéciales sur l'organisation des tubes de Malpighi. (*Bull. et Ann. Soc. entom. Belgique*, LXIII, Bruxelles, 1933.)

— Recherches histophysiologiques sur les tubes de Malpighi du *Tenebrio molitor* L. (*Rec. Inst. zool. Torley-Rousseau* [Univ. Bruxelles], V, fasc. 2, 1934.)

— Le tube de Malpighi des Insectes comparé au tube urinaire des Vertébrés .(*Ann. Soc. roy. zool. Belgique*, Bruxelles, LXV, 1934.)

RAMDOHR, K. A., Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insekten, Halle, 1811.

RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, VI, Paris, 1734-1742.

REDTENBACHER, J., Uebersicht der Myrmeleonidenlarven. (*Denkschr. der Kaiserlichen Akad. der Wiss., math. nat. Klasse*, Wien, XLVIII, 1884.)

RENGEL, C., Ueber *Myrmeleon formicarius* L. (*Sitzungsber. der Gesellsch. naturforschender Freunde*, Berlin, 1908.)

SCHLINDER, E., Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefässe der Insekten. (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Leipzig, XXX, 1878.)

STITZ, H., *Planipennia* in (*Biologie der Tiere Deutschlands*, Berlin, 1931).

SIEBOLD, VON, Vergleichende Anatomie der Wirbellosen Tiere, 1848.

WIGGLESWORTH, V. B., The physiology of excretion in a blood-sucking Insect, Rhodnius prolixus (*Hemiptera Reduviidae*). I-III. (*J. exper. Biol.*, Edimburgh, VIII, 1931.)

— On the function of the so-called « Rectal glands » of Insects. (*Quarterly J. of microsc. Sci.*, London, LXXV, 1932.)

WITHYCOMBE, C. L., Notes on the biology of some british *Neuroptera* (*Planipennia*). (*Trans. entom. Soc.*, London, 1923.)

— Some aspects of the biology and morphology of the *Neuroptera*. With special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. (*Trans. entom. Soc.*, London, 1924.)

L'EVOLUTION ENTRE-CROISEE CHEZ LES CRUSTACES

PAR

H. F. NIERSTRASZ (Utrecht).

Pour le morphologiste, qui ne prête son attention uniquement qu'à la forme et pour qui les êtres vivants constituent les parties d'un tout qui s'est développé, au cours des temps, en une infinie variété selon une ligne historique, les conceptions « évolué » et « primitif » n'ont une signification qu'en relation avec l'origine de cette ligne, c'est-à-dire avec l'organisme historiquement le plus ancien. Nous ne connaissons pas celui-ci, nous n'apprendrons guère à le connaître. Néanmoins, nous connaissons les chemins qui ont été parcourus par les différents embranchements zoologiques. Ordinairement, nous nous servons pour cela, à l'exemple de Haeckel, de l'image d'un arbre, quoique cela ne satisfasse pas, à mon avis, aux conditions requises. Ceci n'empêche pas que cette méthode a rendu de grands services aux morphologistes. L'image en est simple et attachante, mais elle est profondément troublée par le fait que seulement çà et là de plus grandes ou de plus petites branches ont été conservées. De toute façon, « primitif » et « évolué » signifient dans cette image des représentations de la distance qui sépare un certain groupe d'organismes de la racine de l'arbre et qui, en même temps que les différences de temps, a été nécessaire à l'évolution de l'embranchement. Plus primitif signifie plus ancien; plus évolué signifie plus récent. En tout cas, la composition de cette image repose en grande partie sur l'action de notre fantaisie. Il nous manque, une fois pour toutes, le moyen important avec lequel les pratiquants d'autres sciences de la nature peuvent travailler et avec lequel ils sont capables de conquérir au moins quelques données stables qui leur permettent d'approcher à peu près la solution d'un problème naturel : je veux citer l'expérience. On ne pourra guère trouver deux morphologistes qui se représentent de la même façon un processus d'évolution déterminé; à beaucoup d'entre eux manque, en plus, la fantaisie nécessaire, qui doit tenir compte, d'autre part, des conditions esthétiques de ce problème grandiose.

Pour le moment, nous n'avons affaire uniquement qu'à une subdivision de l'ensemble, à un seul groupe : les Crustacés. Quelle a été la tendance dans l'évolution de ce groupe? Ou, avec d'autres mots, par quelle voie principale a pris cours l'évolution des Crustacés et, dans un sens plus large, des Arthropodes, qui constituent un groupe animal relativement bien limité? Le choix d'une pareille voie doit être fondé sur la présence d'un ou de plusieurs caractères qui sont pour les groupes d'animaux d'une essence fondamentale et qui ont pénétré dans leur organisation profonde. Un certain libre choix persiste naturellement toujours. Ainsi, les Échinodermes, dont les ancêtres contrôlables étaient fixés et qui, comme conséquence, possèdent une symétrie quasi radiée, ont tâché de se soustraire à leur captivité et de reconquérir à nouveau leur liberté perdue et avec elle leur symétrie bilatérale, qui est absolument nécessaire pour des formes libres terrestres. Chez les Holothuries, cela a réussi. Chez les Gastéropodes, le pied locomoteur, hautement caractéristique, est entré en conflit avec la croissance démesurée du sac viscéral, conflit qui a donné naissance à la forme de corps la plus bizarre qui existe, notamment la forme tordue. Chez eux existe la tendance à faire disparaître cette forme anormale du corps, de sorte qu'ici aussi la symétrie bilatérale peut apparaître à nouveau (Nudibranches). Les Pélécypodes possèdent une admirable ligne principale évolutive dans l'apparition graduelle de complications dans la structure des branchies. Celle-ci a été démontrée d'une façon si parfaite par Pelseneer et a été admise, à présent, à juste titre, d'une façon générale pour la systématique de ce groupe. Les Plathelminthes libres, au contraire, montrent un autre début, notamment la transformation d'une organisation chaotique en une organisation purement bilatérale, plus ordonnée. Portons-nous maintenant vers les Arthropodes. Qu'est-ce qui a signifié le progrès pour ces animaux? Pour répondre à cette question, il faut se demander quel est leur plan de structure. Toutefois, un plan de structure est une chose abstraite et par conséquent un chose subjective. Mais, heureusement pour les Anthropodes, la question de leur plan de structure est relativement facile à résoudre. Ces animaux ressemblent tellement à des Annelides dans toute leur structure, qu'une forte affinité phylogénique n'est pas à nier. Celle-ci est du reste admise par tous les morphologistes. On peut discuter sur des points de détail, mais le coup d'œil d'ensemble des différents points de vue diffère à peine. On ne peut pas dire toutefois que les Annélides vivant actuellement sont les ancêtres des Crustacés; cela n'est sûrement pas le cas. En général, en ce qui concerne leur évolution, les Annélides n'ont pas été très plastiques. Ainsi ils n'ont pu arriver à la formation d'un céphalon distinct et d'extrémités d'une valeur morphologique plus élevée que celle des parapodes. Encore moins leur fut-il possible de transformer leur structure homonome en une structure hétéronome, c'est-à-dire dans le sens de la tagmata de Ray Lankester. A cet égard, les Arthropodes ont beaucoup mieux réussi (si l'on peut s'exprimer ainsi) par l'acquisition d'un plan de structure qui a eu

pour conséquence l'origine de types divergents infiniment nombreux. Ce qui n'a pas réussi aux Annélides a réussi aux Arthropodes. Chez ces animaux, le céphalon est distinct et est même composé de 6 métamères plus l'acron. La tagmatisation est presque partout entièrement réalisée. De telle sorte qu'apparurent dans le corps articulé des unités de travail. Chez les Crustacés, on en compte une pour la préhension de la nourriture (céphalon ou prosome), une pour la locomotion (mesosome) et une pour la natation (telson ou métasome). La structure homonome a fait place à une structure hétéronome. En plus apparurent des appendices articulés, etc. Toutefois, un long corps vermiforme se prête mal à une tagmatisation, c'est-à-dire à la localisation de plusieurs fonctions. L'effet complet de la tagmatisation ne fut seulement atteint que par l'acquisition d'une tendance au raccourcissement, ce qui peut se produire par la diminution du nombre de métamères, par leur disparition ou par leur fusion. La tagmatisation et la concentration du nombre de métamères dominent toute la construction du phylum des Arthropodes; leur grandeur variable et leur combinaison donnent un cachet spécial à toutes les classes qui y appartiennent. Les Arachnoïdes, vraisemblablement à l'origine des animaux aquatiques benthiques, perdirent leurs fonctions natatoires. Une forte concentration s'ensuivit. La course devint leur mode de vie principal, ce qui apparut encore bien davantage lorsque la vie terrestre fut définitivement fixée. Un fort raccourcissement du tronc à très peu de segments, certes même une concentration totale qui ne présente plus du tout de métamérie, leur permit de devenir des animaux terrestres très rapides, voire des coureurs d'échasses (*Opilionidae*). Les Insectes se comportèrent autrement. Ceux-ci ne se contentèrent même pas de la vie terrestre de coureurs, mais devinrent des animaux aériens. Chez eux se produisit aussi de la concentration en rapport avec leur mode de vie, quoique pas aussi développée que chez les Araignées. Jusqu'à un certain point, cette limitation de la concentration est compréhensible; le but fut atteint lorsque la longueur du corps fut en rapport avec les exigences que comporte le vol. De là une concentration à un degré assez constant, tout comme il existe chez les appareils volants une relation fixe entre la longueur du corps et celle des ailes. Le corps des Insectes présente ainsi une variation réduite quant au degré de concentration. Pour le morphologiste il est de peu d'intérêt à ce point de vue. Les choses vont tout autrement chez les Crustacés. Chez eux, les trois tagmata persistèrent d'une façon beaucoup moins perturbée, quoiqu'ils soient également soumis à la loi d'airain de la concentration. Celle-ci apparaît alors à des degrés divers, du moins dans le tagma locomoteur et natatoire. Elle ne se produit pas dans le céphalon, qui est constitué chez tous les Arthropodes d'un acron et de 6 segments, une constante remarquable chez ces animaux, qui constituent réellement une seule branche principale de l'arbre phylogénique, mais dont les potentialités ont divergé dans des directions si différentes. Cette constante est précisément la meilleure preuve en faveur de la grande valeur morphologique du problème de la tête, qui diffère tant de celui des Anné-

lides. Ces derniers ont en majeure partie fait d'infructueuses tentatives pour se constituer un céphalon. Il en va beaucoup mieux pour le tagma locomoteur et nageur des Crustacés. Ces animaux se rangent parmi des modes de vie très divers : courir, nager, ou courir et nager. Naturellement, il est très difficile de distinguer dans la plupart des cas jusqu'à quel point une certaine concentration s'allie à certains modes de vie, parce que les rapports mécaniques, qui sont nécessaires à ces modes de vie, sont particulièrement difficiles, la plupart du temps même impossibles à analyser. En ce qui concerne notre question, ces rapports sont néanmoins de peu d'importance. Nous n'avons en réalité qu'à suivre les chemins qui ont été parcourus par la concentration. Et dans un groupe comme les Crustacés, qui comprend d'aussi nombreux représentants, ceci n'est pas aussi difficile, si l'on se borne aux débuts et lorsqu'on ne tombe pas dans les questions de détail. Pour celles-ci, le nombre des formes récentes est trop restreint, et la paléontologie, ainsi que cela arrive trop souvent, ne nous apporte que des désillusions.

Si l'on pense que les Crustacés les plus richement segmentés montrent 42 métamères, — sans compter le céphalon, — et que les plus concentrés — non compris les Cladocères, qui sont très particuliers, — en comptant 9, on peut s'estimer heureux que cette différence de 33 métamères peut être comblée, si pas entièrement, du moins avec relativement peu de lacunes. Car la concentration n'est pas limitée seulement aux groupes principaux, mais elle pénètre bien plus profondément dans la morphologie des Crustacés que ne le ferait prévoir une subdivision en grands groupes. Si l'on considère comme tels les Branchiopodes, les Copépodes, les Nébaliacés et les Malacostracés, — on peut, à cause précisément de leurs particularités, négliger les Ostracodes renfermés dans une carapace bivalve et les Cirripèdes fixés, — on verra, par exemple, que dans le groupe le plus considérable, celui des Malacostracés, qui comprend 20 métamères, la concentration va tranquillement son chemin à travers les nombreux ordres dans lesquels ce groupe peut être subdivisé et qu'elle peut faire apparaître des animaux avec moins de métamères. Les Copépodes participent intensément au même phénomène. Que l'on place tous ces nombres sur une rangée, on obtiendra une série presque ininterrompue de 20 jusqu'à près de 7. Si l'on prenait le début de la concentration comme fil conducteur pour la systématique, on pourrait arriver à des résultats réellement surprenants et également à la confection d'un arbre phylogénique. Aussi, dans la plupart des manuels, ce début de la concentration est-il porté à la première place. On perd néanmoins de vue une chose importante, notamment que chaque animal est une unité morphologique, composée de nombreux organes qui sont en corrélation réciproque infrangible. En d'autres mots, la structure interne y est totalement ou partiellement négligée ou du moins placée à l'arrière-plan. La concentration ne devra certes pas se borner uniquement aux caractères externes, mais pénétrera profondément dans la partie interne des métamères, notamment par la disposition métamérique des organes. Elle aura donc, par

exemple, une influence sur le système nerveux, le système circulatoire et les organes excréteurs. Un animal métamérique concentré n'est pas uniquement un organisme simplement comprimé dans son axe logitudinal par la fusion ou la réduction de métamères, mais c'est un produit d'un processus phylogénique, d'un aspect extérieur très simple, mais qui pénètre jusque dans les fibres les plus profondes de l'individu. On est donc obligé de se rendre compte comment se produit la concentration dans les organes internes. Si l'on agit de la sorte, on trouvera qu'il existe en effet une véritable concentration des organes externes considérés, mais que celle-ci, dans beaucoup de cas, ne correspond pas exactement à celle des métamères ou à celle d'autres organes. Ces différences peuvent devenir très grandes. Un grand nombre de métamères externes devrait correspondre à un même grand nombre de parties métamériques des organes internes, si réellement le début de la concentration était aussi simple que cela paraît. Mais des animaux avec de nombreux métamères peuvent posséder un système nerveux fortement concentré. Ainsi, par exemple, les Décapodes montrent vingt (20) métamères avec lesquels correspond le système nerveux; mais avec cela apparaissent d'autres formes, également avec vingt segments, chez lesquelles les glanglions nerveux, ou bien disparaissent partiellement, ou bien se réunissent en des complexes nerveux plus grands. Une place inférieure dans l'arbre phylogénique, attribuée d'après le nombre de métamères, peut être associée à un système nerveux hautement développé et concentré, ou inversement. Si l'on faisait un arbre phylogénique d'après le nombre de métamères et un autre d'après le degré de concentration du système nerveux, on verrait que les deux arbres auraient une tout autre forme. La même chose pour le système circulatoire. Le système excréteur va sûrement le plus loin dans la voie de la concentration. Il se compose seulement des glandes antennaires et maxillaires, qui, dans un seul cas, sont présentes toutes les deux, mais dont généralement l'une des deux disparaît. Ici la concentration par réduction est donc très avancée. Il est morphologiquement sans importance de savoir laquelle des deux glandes disparaît. Une forme telle que Nebalia avec les deux organes excréteurs est morphologiquement plus primitive qu'un Copépode, qui possède seulement une glande maxillaire, mais qui, au point de vue de la concentration dans le nombre de métamères, est très éloigné de Nebalia. Chaque organe interne suit ici sa propre voie dans la concentration, parfois en concordance avec celle des métamères, mais le plus souvent différemment de celle-ci. Chaque organe suit également son propre chemin, indépendamment l'un de l'autre, du moins d'une façon apparente, car la relation corrélative entre les organes n'est le plus souvent pas à analyser. Mais les suites de cette étrange conduite sont très instructives. Ce mystère devient encore plus passionnant lorsque l'on ne considère pas seulement la concentration, mais lorsqu'on prête également son attention à d'autres formes qui ne sont pas en rapport direct avec elle. Ainsi, l'on peut, par exemple, considérer le schizopode, qui, d'après moi, représente une

forme plus ancienne que le phyllopode (Hansen), ou bien noter la possession de pédoncules oculaires, dont la présence me paraît primitive, ou bien encore la tendance à la reprise de thoracopodes dans le céphalon, c'est-à-dire la transformation de pattes locomotrices en gnathopodes. Dans le cas le plus primitif, aucun thoracopode n'est devenu gnathopode. On peut appeler la carapace une formation primitive, mais celle-ci a une tendance à disparaître (Amphipodes, Isopodes, Anaspidacea?) Et l'on pourrait continuer de la sorte. Les caractères donnés ci-dessus sont déjà amplement suffisants.

Je veux faire suivre maintenant une courte analyse des moments principaux dans la structure des groupes de Crustacés. Toutefois, j'insiste tout d'abord sur le fait que les caractères donnés ne doivent être compris que globalement pour chaque groupe, parce que, ainsi qu'il a déjà été dit, la différence de structure des divers organes dans tous les grands et les petits groupes peut devenir relativement grande. On a négligé le nombre constant de six (6) céphalomères (1).

1. BRANCHIOPODES. — Les Notostracés montrent quarante-deux métamères, nombre qui peut tomber à treize chez les Conchostracés. Appendices très variables, mais le phyllopode domine. Carapace présente, sauf chez les Anostracés. On trouve des pédoncules oculaires chez les Anostracés. Pas de gnathopodes. Cœur régulièrement allongé et pas ou peu concentré (sauf chez les Cladocères, groupe qui peut être considéré comme très spécialisé). Système nerveux non concentré; glandes maxillaires.

2. LEPTOSTRACÉS. — Métamères, quinze (8+7). Partiellement des schizopodes et partiellement des phyllopodes. Carapace présente, de même que les pédoncules oculaires. Pas de gnathopodes. Cœur allongé, tubulaire. Système nerveux non concentré, glandes antennaires et maxillaires présentes.

3. EUPHAUSIACÉS. — Nombre de métamères libres, quatorze (8 + 6). Schizopodes. Carapace. Pédoncules oculaires. Pas de gnathopodes. Cœur concentré. Système nerveux allongé, primitif. Glandes antennaires.

4. MYSIDACÉS. — Nombre de métamères libres, onze à treize (5+6) ou (7+6). Schizopodes. Carapace. Pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur tubulaire. Système nerveux partiellement concentré. Glandes antennaires.

5. ISOPODES. — Nombre de thoracomères libres, treize (7+6). Schizopodes. Pas de carapace (disparue). Pas de pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur tubulaire ou concentré dans le métasome. Système nerveux non ou bien concentré (voir l'excellent travail de W. T. Calman dans *A Treatise on Zoology*, by Lankester, Part VII, Appendiculata, Fasc. III, « Crustacea », p. 210 : « The ventral nerve-chain presents various degrees of concentration and coalescence of the ganglia, not always in correspondence with the degree of fusion of the somites ». Glandes maxillaires.

6. AMPHIPODES. — Nombre de métamères libres, treize (7+6). Schizopodes. Carapace secondairement disparue. Pas de pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur tubulaire dans le mésosome. Système nerveux, partiellement concentré, glande antennaire.

---

(1) J'ai laissé de côté l'étrange forme *Termosbaena* Monod, pas assez connue.

7. ANASPIDACÉS. — Nombre de métamères libres, treize (7+6). Schizopodes. Pas de carapace. Pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur tubulaire. Système nerveux richement segmenté. Glandes maxillaires.

8. TANAIDACÉS. — Nombre de métamères libres, douze (6+6). Schizopodes. Carapace. Pas de pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur long, tubulaire, système nerveux long, richement segmenté. Glandes maxillaires.

9. CUMACÉS. — Nombre de métamères libres, onze (5+6). Schizopodes. Carapace. Pas de pédoncules oculaires. Trois paires de gnathopdes. Cœur plus ou moins concentré. Système nerveux non concentré. Glandes maxillaires.

10. STOMATOPODES. — Nombre de métamères libres, dix (4+6). Schizopodes. Carapace. Pédoncules oculaires. Pas de gnathopodes. Cœur tubulaire, très primitif. Système nerveux partiellement allongé, partiellement concentré. Glandes antennaires.

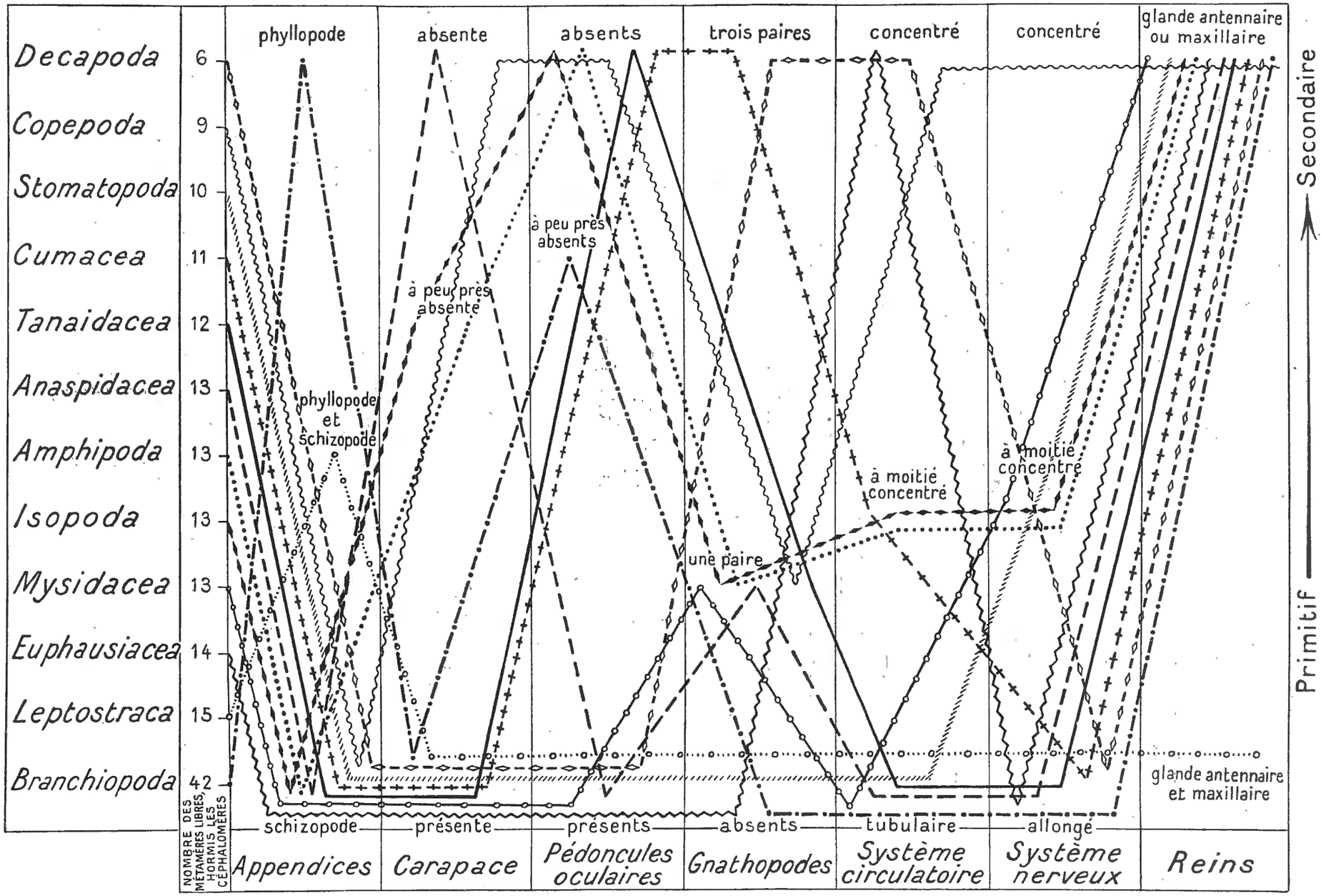
11. COPÉPODES. — Nombre de métamères libres, neuf (4+5). Schizopodes. Pas de carapace. Yeux composés rudimentaires, sans pédoncules. Une paire de gnathopodes. Cœur concentré. Système nerveux concentré. Glandes maxillaires.

12. DÉCAPODES. — Nombre de métamères libres, six (0+6). Schizopodes. Carapace. Pédoncules oculaires. Trois paires de gnathopdes. Cœur concentré. Système nerveux fortement segmenté (Macroures). Glandes antennaires.

Dans le schéma ci-contre, j'ai tâché de donner un aperçu de tous ces caractères. Je suis bien persuadé qu'il est possible de faire de sérieuses remarques au sujet de ce schéma, mais il est impossible de donner une représentation exacte de la chose, parce qu'aucun groupe de Crustacés ne possède des caractères solidement définis. De plus, les appréciations « primitif » et « secondaire » sont naturellement subjectives. Ainsi l'on pourrait, par exemple, voir un inconvénient au fait que je considère le schizopode plus primitif que le phyllopode, alors que la plupart des zoologistes prétendent le contraire. (Je me suis rangé à ce sujet avec H. J. Hansen, *Studies on Anthropoda* II, Copenhagen, 1925, p. 36.) Mais même si l'on suivait l'opinion courante relative au caractère primitif du phyllopode, cela aurait sur notre schéma ce seul effet que dans la colonne 2 le schizopode viendrait se placer au-dessus et le phyllopode au-dessous, ce qui n'aurait aucune influence sur le début entrecroisé.

La même chose naturellement prévaut pour la carapace et les pédoncules oculaires.

D'ailleurs, cela est accessoire; même avec la plus grande exactitude possible, qui donnerait sûrement suite à de l'imprécision, le début entrecroisé apparaîtrait tout de même, et encore dans une plus grande mesure. Nous avons choisi ici comme base la concentration du nombre de métamères, parce que ce nombre joue un rôle tellement prépondérant dans la morphologie des Arthropodes et, d'autre part, il peut être considéré comme fil conducteur dans leur développement. Mais le choix de n'importe quel autre organe conduirait au même résultat, quoique l'image deviendrait tout autre. Chaque animal montre un mélange de caractères primitifs et secondaires. Exclusivement primitif ou


Decapoda
Copepoda
Stomatopoda
Cumacea
Tanaidacea
Anaspidacea
Amphipoda
Isopoda
Mysidacea
Euphausiacea
Leptostraca
Branchiopoda
6
9
10
11
12
13
13
13
13
14
15
42
NOMBRE DES METAMERES LIBRES, HORMIS LES CÉPHALOMÈRES
phyllopode
absente
absents
trois paires
concentré
concentré
glande antennaire ou maxillaire
à peu près absents
à peu près absente
phyllopode et schizopode
à moitié concentré
à moitié concentré
une paire
glande antennaire et maxillaire
Primitif
Secondaire
schizopode
présente
présents
absents
tubulaire
allongé
Appendices
Carapace
Pédoncules oculaires
Gnathopodes
Système circulatoire
Système nerveux
Reins

exclusivement secondaire n'existe pas. Le schéma d'un développement phylogénique n'est pas à rendre, mais de toute façon, pas sous la forme d'un arbre qui se ramifie. La synthèse d'une systématique est impossible. La rédaction d'une classification avec un seul caractère comme fil conducteur est ce à quoi nous pouvons arriver de plus élevé. Il est curieux de signaler le fait que, d'après la figure, il semble que les Leptostracés présentent une organisation interne entièrement primitive, à l'exception du caractère de leurs appendices. Leur nombre de métamères est toutefois quinze (15), donc moindre que celui des Branchiopodes Anostracés, avec quarante-deux (42) métamères. (Les Conchostracés montrent 13 + 28, les Anostracés 19 + 23 métamères.) On pourrait parfois penser que chez les Anostracés existerait une augmentation du nombre de métamères et que ce groupe serait donc moins primitif qu'il ne paraît l'être. A ce propos, on pourrait attribuer de l'importance à l'absence de la carapace. La même chose pourrait exister chez les Conchostracés, de telle manière que le nombre originel de métamères serait treize (ces animaux ont bien, il est vrai, une carapace, par contre des yeux sessiles). (On peut trouver un cas analogue chez les Myriapodes). Si cette suggestion était exacte, alors les Leptostracés seraient les plus primitifs quant à leur nombre de métamères. En tout cas, les Leptostracés sont placés très bas dans la série et il n'est pas exact de ranger ces animaux parmi ou au voisinage des Malacostraés, qui sont considérés toujours comme des Crustacés supérieurs. L'inverse s'observe chez les Copépodes, qui, au point de vue du nombre de métamères et de leur structure interne, sont placés à l'échelon le plus élevé et donc doivent être comptés, moins que tout autre, parmi les Crustacés « inférieurs ».

On pourrait poser maintenant la question suivante : si un arbre généalogique ne satisfait pas, pourrait-on remplacer celui-ci par une autre image qui satisferait mieux aux exigences systématiques? Je ne pense pas que cela soit possible, car pour cela les mouvements entrecroisés sont trop nombreux et trop intensifs. Si l'on veut néanmoins faire une tentative dans ce sens, alors on pourrait comparer un groupe comme celui des Crustacés à un tissu de fils extrêmement complexe de structure, et ce dans les trois dimensions. Autour d'un fil principal — notre fil conducteur de la concentration — sont tissés un grand nombre d'autres fils, dans beaucoup de directions. Ce tissu est plastique. Des fils peuvent s'allonger ou se raccourcir, à la suite de quoi le fil principal peut être glissé à l'arrière-plan, quoiqu'il reste toujours visible. Il sera créé de la même façon un tissu d'une complication inouïe, vu que tous les fils restent en contact entre eux et que le raccourcissement de certains doit aller de pair avec l'allongement d'autres. Mais supérieur et inférieur n'existent pas. Chaque composant du groupe est un mélange de caractères morphologiques supérieurs et inférieurs. Une fois les caractères supérieurs domineront; une autre fois les caractères inférieurs. Je veux reconnaître honnêtement que l'on peut à peine

se faire une représentation de tout ceci; mais je dois, à ce propos, mettre en évidence que personne ne peut s'imaginer comment réellement s'est produit le développement phylogénique.

Il serait plus simple et bien mieux de rapporter les douze groupe de Crustacés à un ancêtre commun inconnu, qui s'est « démembré » dans douze directions dont chacune, avec les potentialités données qui doivent avoir été incluses dans cet ancêtre, a suivi sa propre voie de développement. Cette image morcelle toutefois entièrement la composition commune des douze groupes, de telle sorte qu'une relation réciproque n'est plus à indiquer. Puisse le problème, par le rejet d'une image simple d'arbre phylogénique, perdre superficiellement de son attrait; sa grandeur et aussi l'évolution elle-même y gagneront. On ramènera ainsi la conception systématique à de plus justes proportions.

Enfin, encore quelques mots afin de savoir si l'on trouve quelque chose de semblable dans d'autres phylums.

Mon expérience est trop restreinte pour pouvoir exprimer à leur sujet une opinion définitive, à savoir si l'évolution entrecroisée existe réellement chez ceux-ci également. Il en est certainement ainsi chez les Solenogastres, au sujet desquels j'ai écrit dans le temps : « Bei genauer Betrachtung ergibt sich, dass die verschiedene Merkmale unregelmässig über die Solenogastren verteilt sind; darum muss jedes System mangelhalft sein. Meines Erachtens ist es denn auch kaum möglich, eine gut begründete Systematik aufzustellen ». (*Die Amphineuren*, I, *Ergebn. u. Fortschr. Zool.*, Bd. I, 1908, p. 290). Hoffmann a repris cette façon de voir (*Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tier-Reichs*, Bd. III, 1 Abt. : *Die Amphineuren und Scaphopoda, Nachträge*, Leipzig, 1930, p. 128). Je veux également attirer l'attention sur le célèbre et excellent travail de Pelseneer lui-même, sur les Pélécypodes de la Siboga (*Les Lamellibranches de l'Expédition de Siboga*, Monogr. 53*a*, in *Uitkomsten, enz. der Siboga-Expeditie*. Leiden, 1911), où celui-ci a construit, à la page 123, un arbre phylogénique. Il est naturellement particulièrement difficile pour quelqu'un qui n'y est pas familier d'émettre une opinion au sujet d'un groupe si riche en formes que celui des Pélécypodes, qui a été analysé par l'auteur précité avec une aussi grande connaissance des faits. C'est pour ce motif que je n'ai pas essayé d'analyser de plus près cet arbre phylogénique, qui a été établi d'après la structure des branches en tant que fil conducteur du développement phylogénique. Je n'ai donc pas essayé de suivre comment les divers organes se comportent vis-à-vis les uns des autres dans leur développement phylogénique et de voir si également ici il n'y a pas plutôt des croisements des lignes dans tous les sens, de telle façon qu'il apparaîtra que chaque organe suit son propre développement, plus ou moins indépendamment, mais tout de même d'une façon assez précise pour pouvoir donner une représentation graphique de l'ensemble. Chez les Pélécypodes également intervient un mélange de caractères. J'attire notamment l'attention sur la page 85, où il est question du « type opisthogyre ou à

côté postérieur plus court, qui caractérise les dymiaires primitifs, comme Nucula, Solenomya, Trigonia. Mais il s'en rencontre des représentants un peu partout, dans tous les groupes, car ce ne sont pas seulement les Nuculides, Donax, Tellina et Anatina qui se trouvent dans ce cas, comme l'indique Jackson. Voici les principaux exemples d'opisthogyres dymiaires... ». Vient ensuite une longue liste de ces formes, qui, en grande partie, appartiennent au « Pélécypodes supérieurs » (Eulamellibranchia). Plus loin : « Toutes ces diverses formes sont évidemment polyphylétiques; il est même difficile de leur trouver beaucoup de caractères absolument communs ». La structure du cœur permet également de faire des remarques. Primitivement, le cœur a deux atria, qui sont séparés l'un de l'autre. Secondairement, il peut arriver que les deux atria communiquent entre eux sous le rectum. On trouve ceci chez les Pseudolamellibranchia et chez quelques Filibranchia (p. 95). De ceci on peut établir que ce caractère secondaire ne se trouverait pas chez les formes les plus primitives (les *Protobranchia*), — ce qui est compréhensible, — mais bien chez les formes supérieures (les *Eulamellibranchia*). Évidemment, les autres systèmes d'organes montrent la présence de caractères irrégulièrement distribués, mais je veux laisser là cette question et seulement rappeler les paroles de Pelseneer : « ... l'évolution s'exerce d'une façon indépendante dans tous les sous-groupes, et l'on ne saurait définir suffisamment un ordre, ni souvent une famille avec des caractères tirés d'un seul organe pris par hasard » (p. 2), et : « au surplus, nous devons reconnaître la valeur toute relative et subjective de nos divisions taxonomiques; celles-ci n'existent pas dans la nature, dont la continuité est la loi (p. 122) ».

En ce qui concerne ce dernier point, je puis entièrement me ranger à l'opinion de l'auteur. Enfin, je veux encore invoquer un exemple clair d'évolution entrecroisée, quoiqu'il concerne un territoire limité; je veux faire allusion à la *Palaeobiologie und Stammesgeschichte*, d'Abel (Iéna, 1929), où, à la page 269, cet auteur compare entre eux les *Balaenidae* et les *Balaenopteridae* et en fait un schéma graphique d'où il ressort qu'ici également il paraît exclu de pouvoir placer ces deux familles dans un arbre phylogénique.

NOTES HISTOLOGIQUES SUR *SIGALION, NEPHTHYS* ET *SABELLARIA*

Formations mésodermiques dans les différents tissus

PAR

Armand DEHORNE (Lille).

En appliquant à l'étude histologique des Polychètes des procédés de fixation et de coloration que l'on n'utilise guère qu'en vue de recherches spéciales de cytologie, j'ai mis en évidence quelques aspects nouveaux de leur structure. Dans ce court ouvrage, je me propose uniquement de faire, en m'aidant de vingt-cinq dessins originaux, une présentation rapide des particularités ainsi reconnues. Je laisse donc provisoirement de côté tout ce qui a trait à l'exposé historique et à la mise au point des questions abordées, ainsi que le tableau des indications bibliographiques.

SIGALION

Sigalion mathildae est assez commun dans le Sable à *Echinocardium* du port en eau profonde de Boulogne-sur-Mer, où il a été signalé pour la première fois par G. Darboux, les exemplaires qui ont alors servi à la détermination ayant été récoltés dans cet endroit par le professeur P. Pelseneer en 1897.

L'attitude normale de cette espèce dans le sable légèrement vaseux est la suivante : l'animal vit enroulé en une spirale pyramidale (son bord gauche étant en général intérieur) dans laquelle la tête se trouve amenée à proximité de l'extrémité postérieure. Or, le pygidium porte un urite extrêmement long et d'une remarquable gracilité; il mesure, en effet, jusqu'à $1^{cm}5$ chez des exemplaires adultes de 8 à 9 cm. Cet appendice renseigne le polychète lové, en fonctionnant non loin du lieu où se tient la tête, comme organe tactile ou olfactif chargé de lui révéler l'approche et la nature des proies dont il fait sa nourriture. La trompe exsertile est ainsi prête à se précipiter à l'endroit même où le long appendice sensoriel traîne dans le sable.

Lorsqu'on examine à un faible grossissement une coupe transversale de *Sigalion* (fig. 1), on remarque aussitôt dans le cœlome la présence de quatre masses beaucoup plus volumineuses que les autres accumulations de ce même

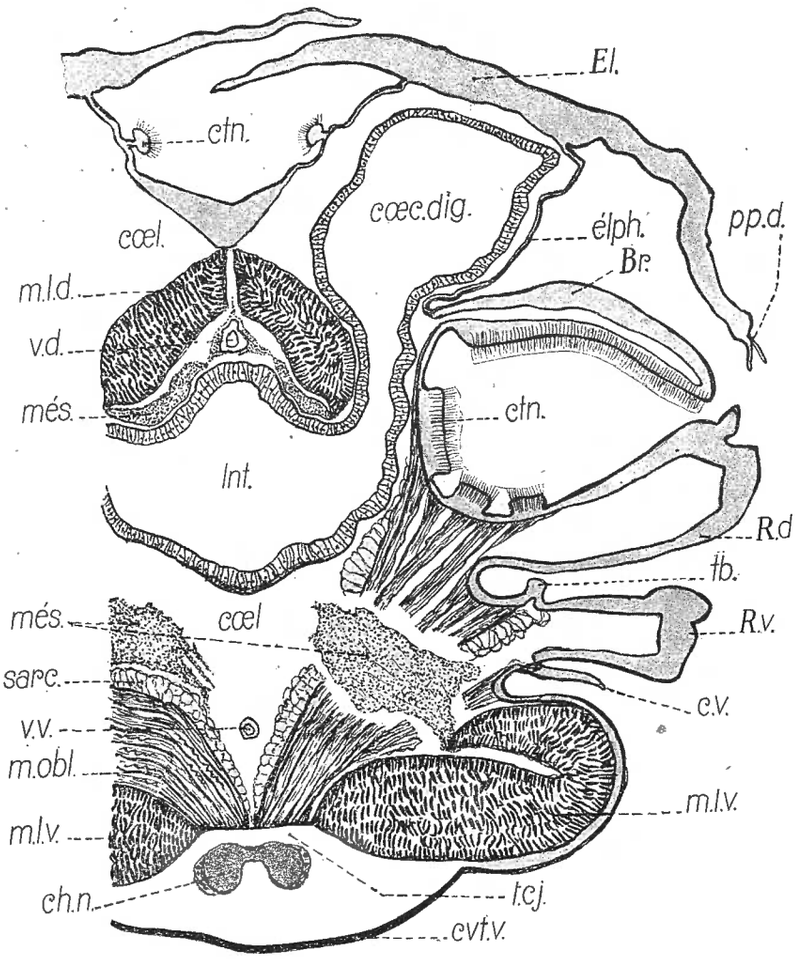


FIG. 1. — *Sigalion mathildae*. — Représentation simplifiée d'une coupe transversale dans la région moyenne du corps. — *Br.* = branchie en tube; *ch.n.* = chaîne nerveuse; *c.v.* = cirre ventral; *cœc.dig.* = cœcum digestif contenu dans l'élytrophore; *cœl.* = cœlome; *ctn.* = cténidie; *cut.v.* = cuticule ventrale épaisse; *El.* = élytre; *elph.* = élytrophore; *Int.* = intestin; *més.* = localisations mésodermiques annexées aux quatre muscles longitudinaux; *m.l.d.* et *m.l.v.* = muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; *m.obl.* = muscles obliques; *pp.d.* = papille dendriforme; *R.d.* et *R.v.* = rames dorsale et ventrale du parapode; *sarc.* = sarcoplasme; *tb.* = tubercule dorsal de la rame ventrale; *t.cj.* = tissu conjonctif; *v.d.* et *v.v.* = vaisseaux dorsal et ventral.

tissu. Elles sont rattachées dans chaque métamère aux quatres muscles longitudinaux. Ainsi que le montre la figure de détail (fig. 2), elles présentent une constitution spongieuse de réseau syncytial épais, à mailles étroites séparant de

courts cordons dont le cytoplasme est bourré de granules et de bâtonnets fuchsinophiles. Du côté du muscle elles sont en continuité avec quelques traînées syncytiales de même nature siégeant dans l'épaisseur de ce muscle; et, au voisinage de ce dernier, elles sont recouvertes par l'endothélium cœlomique; elles sont nues, au contraire, partout ailleurs et des brides s'en détachent qui traversent le cœlome pour gagner la surface des organes voisins, soit un follicule ovarien, soit un muscle oblique. Dans ces brides, grêles en général, se différencie quelquefois une fibre tout à fait comparable à du linome (*li*).

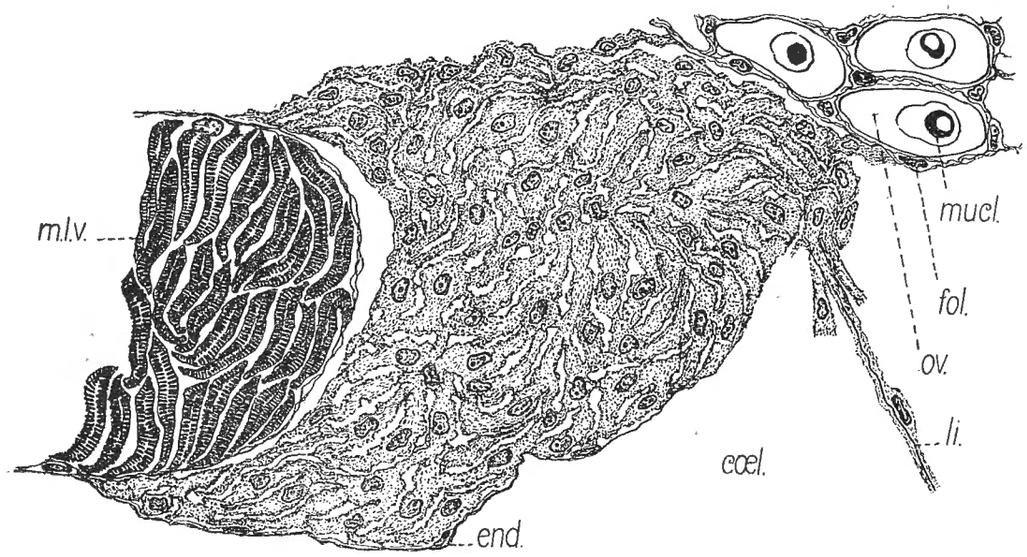


FIG. 2. — *Sigalion mathildae*. — Fragment de coupe transversale montrant une masse mésodermique dans le cœlome, annexée à un muscle longitudinal. — *cœl.* = cavité cœlodermique; *end.* = endothélium; *fol.* = follicule ovarien; *li.* = bride mésodermique renfermant une fibre de linome; *m.l.v.* = section transversale de muscle longitudinal ventral montrant les lames myoplasmiques qui comprennent chacune une double rangée de lamelles contractiles superposées; *ncl.* = nucléole du noyau d'un ovule; *ov.* = ovule.

La figure 3 représente des coulées sous forme de cordons et de nappes à cytoplasme nu et granuleux à la surface du sarcoplasme des grands muscles obliques qui viennent s'insérer à la basale ventrale, au-dessus de la chaîne nerveuse. Le sarcoplasme est ici extrêmement développé, d'un type assez particulier, et mériterait une étude spéciale. Des ramifications syncytiales s'enfoncent fréquemment entre ses éléments et se mettent en rapport avec des formations intramusculaires identiques, lesquelles traversent la basale ventrale et se trouvent être en continuité avec les parties du syncytium mésodermique qui circulent dans le tissu conjonctif placé au-dessus de la chaîne nerveuse.

On peut voir dans ce même dessin (fig. 3) que le vaisseau ventral *v.v.* ne sert pas d'attache aux brides syncytiales; il n'est jamais, d'autre part, enveloppé par un manchon continu ou discontinu de ce mésoderme amiboïde. Au con-

traire, le vaisseau dorsal (fig. 1 et 4) est constamment habillé d'une pareille gaine (*més.*) et cette dernière est en relation grâce à des sortes d'élargissements aliformes avec les masses syncytiales annexes des deux muscles longitudinaux dorsaux (fig. 1, *v.d.* et *més.*).

Notons dans cette espèce l'absence complète d'éléments figurés libres dans le liquide cœlomique. Ni amibocytes, ni éléocytes; et dans le liquide sanguin canalisé à l'intérieur des deux vaisseaux, un dorsal et un ventral, on ne découvre aucun hémocyte. Force est donc en quelque sorte d'admettre que la portion cœlomique de ces masses syncytiales représente ici l'ensemble des amibocytes, linocytes et éléocytes que l'on trouve chez les autres polychètes. Sans doute, même, serait-il plus exact de considérer les syncytiums du cœlome comme équivalents seulement à l'ensemble des cellules-souches de ces éléments figurés libres rencontrés ailleurs.

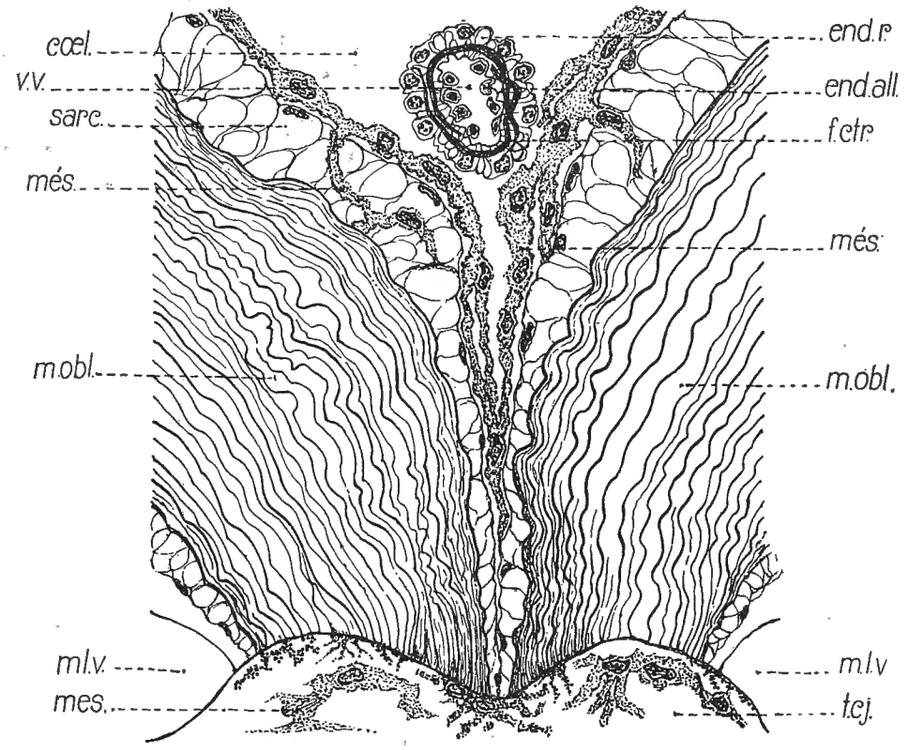


FIG. 3. — *Sigalion mathildae.* — Fragment de coupe transversale dans la région du vaisseau ventral. — *cœl.* = cœlome; *end.all.* = endothélium allongé intravasculaire; *end. rad.* = cœlothélium ou endothélium radiaire qui produit et renferme les fibres contractiles du vaisseau; *f.ctr.* = fibres contractiles spiralées; *més.* = nappes et cordons du syncytium mésodermique; *m.l.v.* = muscles longitudinaux et ventraux; *m.obl.* = muscles obliques; *sarc.* = sarcoplasme des muscles obliques.

En ce qui concerne les hémocytes ou éléments propres au sang canalisé, peut-être sont-ils représentés chez *Sigalion* (et chez les autres Aphroditiens) par

les cellules très allongées, parfois fusionnées, que j'ai décrites sous le nom d'endothélium allongé (fig. 4, *end. all.*). Mais il faudrait, pour accepter cette proposition, pouvoir, dans un autre matériel, assister à la naissance d'hémocytes aux dépens d'un semblable tissu intravasculaire.

L'histologie de l'appareil vasculaire des Aphroditiens a fait l'objet d'une étude détaillée par TWERDOCHLEBOW (1917). Pour lui, la paroi d'un vaisseau sanguin comprend une enveloppe cœlothéliale externe, la musculature contenue dans ce cœlothélium et une intima, puis une couche intravasculaire de longues et étroites cellules qu'il interprète comme myoblastes. Je n'ai pas retrouvé chez *S. mathildae* l'intima importante qu'il a décrite chez *S. squamatum* et je pense qu'il a été amené à prendre pour une intima, dans les sections transversales, les branches sinueuses des grosses fibres musculaires ramifiées dont le trajet est en spirale ou annulaire. Quant à ces branches musculaires, il n'a pas précisé leur position réelle ni leur origine. Comme le montre ma figure 4, elles naissent d'un système fibrillaire différencié dans le cœlothélium autour des noyaux, sorte de spongioplasme plus ou moins accentué dont les lignes principales sont grossièrement concentriques (fig. 4, *r.f.*). L'une de ces lignes, en s'épaississant, devient l'origine de l'une des branches qui entrent dans la formation d'une grosse fibre spiralée ou en anneau. Ces branches peuvent alors circuler dans la partie profonde du cœlothélium (fig. 4, *end. r.*), soit dans le sens de la longueur du vaisseau, soit en embrassant ce dernier; en s'unissant par deux, trois ou quatre, elles forment les grosses portions annelées (*f. ctr.*) ou spiralées de ce genre de musculature vasculaire.

Enfin, j'ai désigné sous le nom d'endothélium allongé (*end. all.*) la couche intravasculaire de cellules étroites que l'auteur précédent a déterminées comme étant des myoblastes. Je crois que cette couche est, dans une certaine mesure, comparable à la tunique interne endothéliale des artérioles de mammifère; mais, chez *Sigalion*, les éléments fusiformes, très allongés, ont un contenu finement granuleux qui est peut-être le témoignage d'une activité sécrétrice, par exemple de la production d'une substance incolore tenant lieu de l'hémoglobine, dont on sait que le sang est ici dépourvu.

Dans les trois dessins de la figure 5, j'ai représenté des aspects qui sont fréquents dans le tissu conjonctif accompagnant les gaines des soies et de l'acicule dans les parapodes. Ce tissu conjonctif s'y montre d'une grande richesse en productions fibrillaires et fibreuses; les trois dessins indiquent de quelle façon une fibre principale se constitue à partir d'un système de mailles occupant tout le corps cellulaire et enserrant le noyau, ou par la confluence de faisceaux de minces fibres nées au contact de la membrane du noyau. Tout ceci rappelle de près l'origine des branches contractiles dans le cœlothélium des vaisseaux, telle que je l'ai exposée précédemment.

On sait, depuis CLAPARÈDE (1870), dans son étude de *Sigalion squamatum* de Naples, que les élytres sont richement innervés. On y constate l'existence

d'un plexus nerveux s'irradiant à partir de l'élytrophore dans plusieurs directions; ces rameaux ne tardent pas à se perdre, en effet, dans un réseau à mailles serrées qui occupe une large partie de l'élytre. Tout le long du bord externe, garni de grandes papilles dendriformes, les mailles du plexus sont de plus en plus serrées et chaque papille reçoit deux rameaux provenant de deux branches distinctes; quant aux ramifications de ces papilles pennées, elles sont exclusivement formées de cellules sensitives. Le développement extrême du système ner-

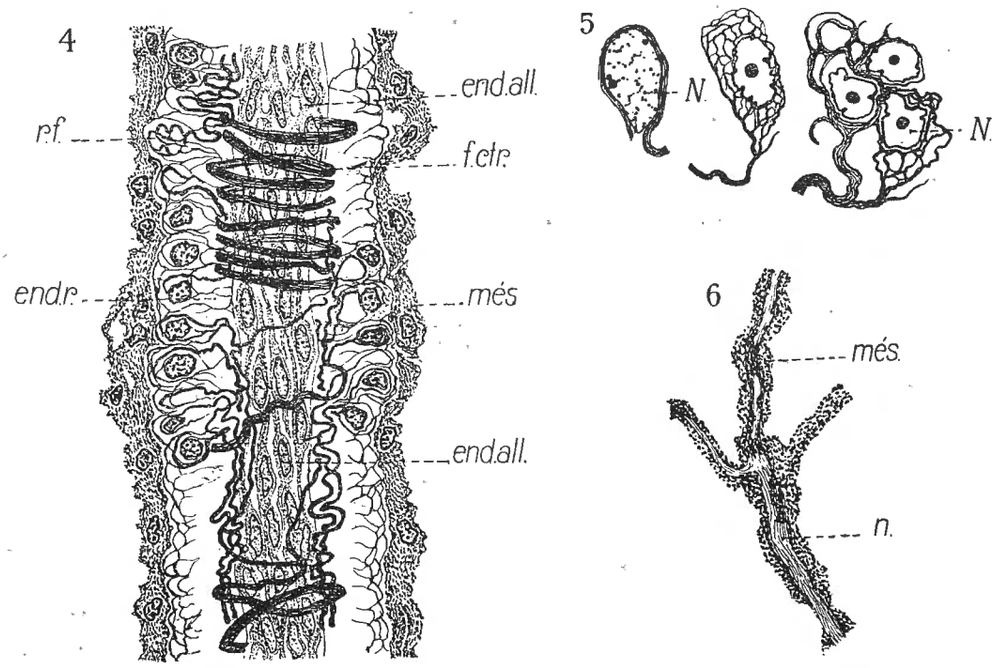


FIG. 4. — *Sigalion mathildae*. — Coupe longitudinale dans le vaisseau dorsal. — *end.all.* = endothélium allongé (myoblastes de Twerdoschlebow); *end.rad.* = endothélium radiaire (cœlothélium du même auteur); *f.ctr.* = fibres contractiles spiralées; *fi.* = fibrilles entrant dans la formation des grandes fibres spiralées; *més.* = syncytium granuleux, dans le cœlome; *r.f.* = réseau fibrillaire à l'intérieur des cellules de l'endothélium radiaire.

FIG. 5. — *Sigalion mathildae*. — Éléments de la gaine des soies et de l'acicule dans un parapode montrant la production de systèmes fibreux de même nature que les tonofibrilles. *N.* = noyaux.

FIG. 6. — *Sigalion mathildae*. — Fragment d'un nerf (*n.*) dans l'élytre, pour montrer l'enveloppement à peu près continu des fibres nerveuses par le syncytium mésodermique (*més.*).

veux périphérique dans les élytres donne à penser que ces organes, entièrement de nature épidermique, sont comme disait CLAPARÈDE, « doués d'une sensibilité exquise ».

Or, selon l'étendue du système nerveux de *Sigalion*, s'appliquent des formations syncytiales granuleuses (fig. 6) qui lui constituent un enveloppement, rarement interrompu et chaque fois pour un court trajet. C'est ainsi que tout le

plexus de l'élytre, revêtu, lui aussi, de cette façon, paraît beaucoup plus important qu'il n'est en réalité, chaque rameau ou chaque tractus se montrant (fig. 7, *n.* et *r.m-n.*), grâce au tissu qui l'entoure étroitement, deux ou trois fois plus épais que s'il en était dépourvu. La figure 6 reproduit assez bien les contours irréguliers, quelque peu indécis, l'élargissement des branches, l'arrondissement des mailles, dus au feutrage mésodermique autour de toutes les parties de ce réseau nerveux par lui-même bien plus menu.

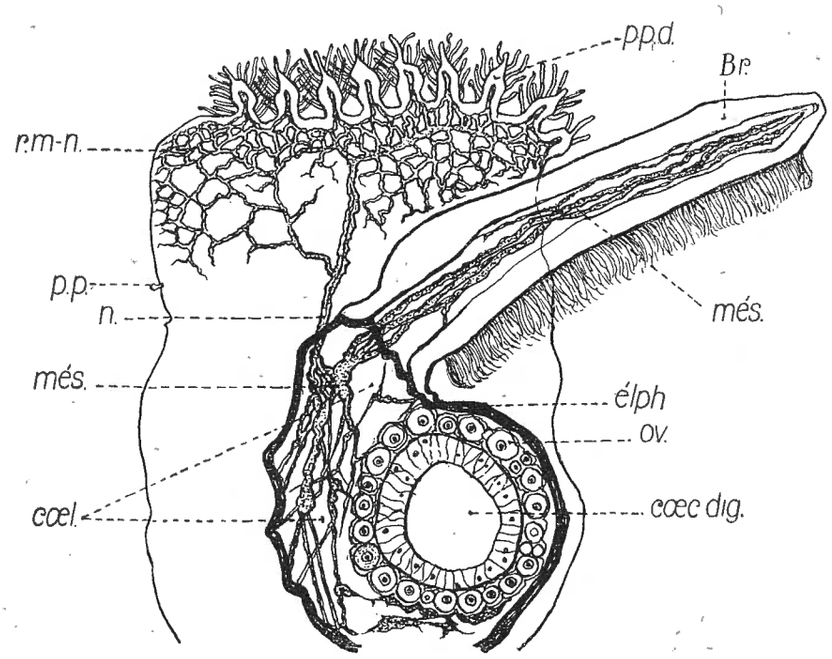


FIG. 7. — *Sigalion mathildae*. — Élytre et branchie ciliée (*Br.*) détachés du corps par une section au travers de l'élytrophore (*élph.*). L'élytre est vu par sa face inférieure et montre à son bord externe la garniture de papilles dendriformes caractéristiques (*pp.d.*). On distingue par transparence une partie du réseau nerveux (*r.m-n.*) contenu dans l'élytre, surtout bien développé du côté des papilles. Dans l'ouverture pratiquée par la section de l'élytrophore, on reconnaît la cavité cœlomique (*cœl.*), la coupe transversale du cœcum digestif (*cœc.dig.*) et une partie des masses ovariennes (*ov.*). On voit aussi, dans le cœlome (*cœl.*), des nappes et des cordons de mésoderme (*més.*) qui sont en continuité, d'une part, avec le revêtement mésodermique du système nerveux de l'élytre et, d'autre part, avec les cordons circulant dans la cavité cœlomique de la branchie. — *p.p.* = papille sensorielle piriforme.

Une étude de F. KUTSCHERA (1909) sur l'élytre d'*Acholoe astericola*, tout en signalant l'existence d'une enveloppe autour des nerfs révélée par des noyaux couchés le long d'eux, constatation déjà faite par DUNCKER (1906), ne fournit aucun détail sur la nature de cette enveloppe. Il est à présumer qu'elle n'est pas autre chose que le syncytium granuleux périnervien, si facilement visible chez *Sigalion* après coloration convenable, lorsque l'animal a été fixé dans de bonnes conditions, l'inclusion dans la paraffine suivant à peu de jours le moment de la

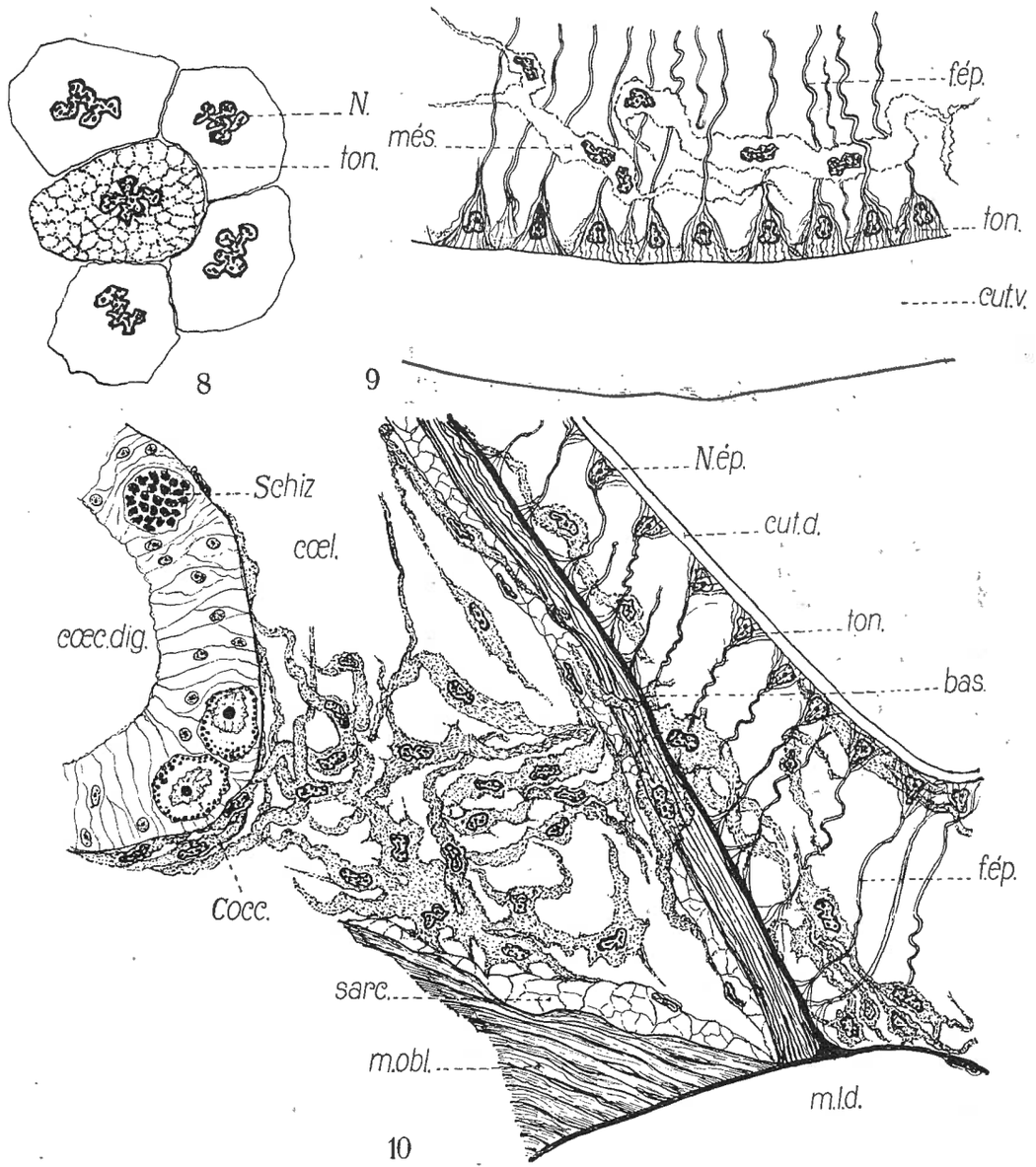


FIG. 8. — *Sigalion mathildae.* — Cellules épidermiques de l'élytre vues dans une coupe rasante passant juste en dessous de la cuticule. Dans l'une, on a figuré les sections transversales punctiformes, d'un pinceau de tonofibrilles insérées à la cuticule, laquelle n'est pas représentée. — *ton.* = sections punctiformes des tonofibrilles.

FIG. 9. — *Sigalion mathildae.* — Portion de l'épiderme de la face ventrale dans une coupe transversale. *cut.* = cuticule ventrale extrêmement épaisse; *f.ép.* = fibres épidermiques puissantes se terminant à la cuticule et à la basale par un pinceau de tonofibrilles (*ton*); *més.* = coulées mésodermiques entre les fibres épidermiques.

FIG. 10. — *Sigalion mathildae.* — Fragment de coupe transversale montrant la structure du corps dans l'espace compris entre un muscle longitudinal dorsal et le cœcum digestif du même côté. *bas.* = basale; *Cocc.* = coccidie dans l'épithélium du cœcum digestif (*cœc.dig.*); *cœl.* = cœlome; *cut.d.* = cuticule épidermique dorsale; *fib.* = fibres épidermiques constituées par des tonofibrilles fusionnées; *més.* = éléments ramifiés et cordons mésodermiques dans l'épiderme dorsal, la musculature, le cœlome; *m.l.d.* = muscle longitudinal; *m.obl.* = muscle oblique; *Schiz.* = coccidie en schizogonie; *ton.* = tonofibrilles.

fixation par le liquide de Bouin, ou, mieux encore, par un fixateur mitochondrial.

L'épiderme de l'élytre est constitué par des cellules à contour polygonal nettement délimité. Les cinq cellules de la figure 8 sont vues dans une coupe tangentielle passant immédiatement sous la cuticule de la face dorsale de l'élytre. Dans l'une d'elles, on a représenté les sections de nombreuses tonofibrilles, lesquelles émanent de la cuticule en dessinant des champs polygonaux (*ton*). Les tonofibrilles de chaque cellule forment un pinceau et, en s'unissant, constituent une fibre qui traverse l'épaisseur de l'élytre et se résout en un autre pinceau de tonofibrilles qui s'attachent à la cuticule opposée, dans les limites d'une autre cellule épidermique. On retrouve la même particularité de structure en beaucoup d'autres endroits de l'épiderme, ainsi que le font voir les figures 9 et 10; mais, alors, du côté de l'intérieur, le deuxième pinceau de tonofibrilles s'attache à la basale épidermique.

Dans l'élytre, on trouve, en outre, de grêles faisceaux de très longues fibres de même nature que les précédentes, mais qui, elles, s'étendent horizontalement, c'est-à-dire parallèlement aux deux faces de l'élytre, tandis que les premières vont de la face supérieure à la face inférieure (fig. 11, *f. ép.*).

Ces longues fibres horizontales sont plus rapprochées de la face supérieure que de l'inférieure, tandis que les cordons nerveux siègent en général à peu de distance de la cuticule de la face inférieure (fig. 11, *ggn.* et *n.*).

Ainsi que je l'ai indiqué plus haut, le système nerveux est revêtu de manchons et de traînées mésodermiques à cytoplasme chargé de granulations et de corps bacilliformes. Le revêtement est surtout bien développé dans le plexus nerveux du côté du bord externe de l'élytre (fig. 7, *r.m-n.*). Il est, au contraire, assez incomplet aux approches du ganglion (fig. 11, *ggn.*) d'où émanent les troncs nerveux primaires (*n.*).

Dans tout le corps de l'élytre s'étendent, circulent, se ramifient de très nombreuses portions du syncytium mésodermique, toujours rattachées entre elles par des prolongements granuleux dans les directions les plus variées. C'est là ce que les premiers histologistes désignaient sous les noms de *cellules sous-épidermiques*. Elles construisent ainsi un immense réseau suspendu dans la substance fondamentale que traversent les innombrables fibres issues des pinceaux de tonofibrilles.

Dans les autres régions de l'épiderme on observe le même dispositif; seule la quantité de syncytium varie d'un point à un autre. Un coup d'œil sur les figures 12, 13, 14 et 15 renseignera suffisamment à cet égard; en outre, la figure 10 montrera que les parties syncytiales de l'épiderme (il s'agit ici de l'épiderme dorsal du corps dans une région juste au-dessous de la cténidie en bouton, *ctn.* de la fig. 1) sont en continuité directe avec d'autres qui siègent dans le cœlome voisin, à travers la basale épidermique (*bas.*), et une couche de fibres musculaires obliques. En effet, les formations mésodermiques qui se déve-

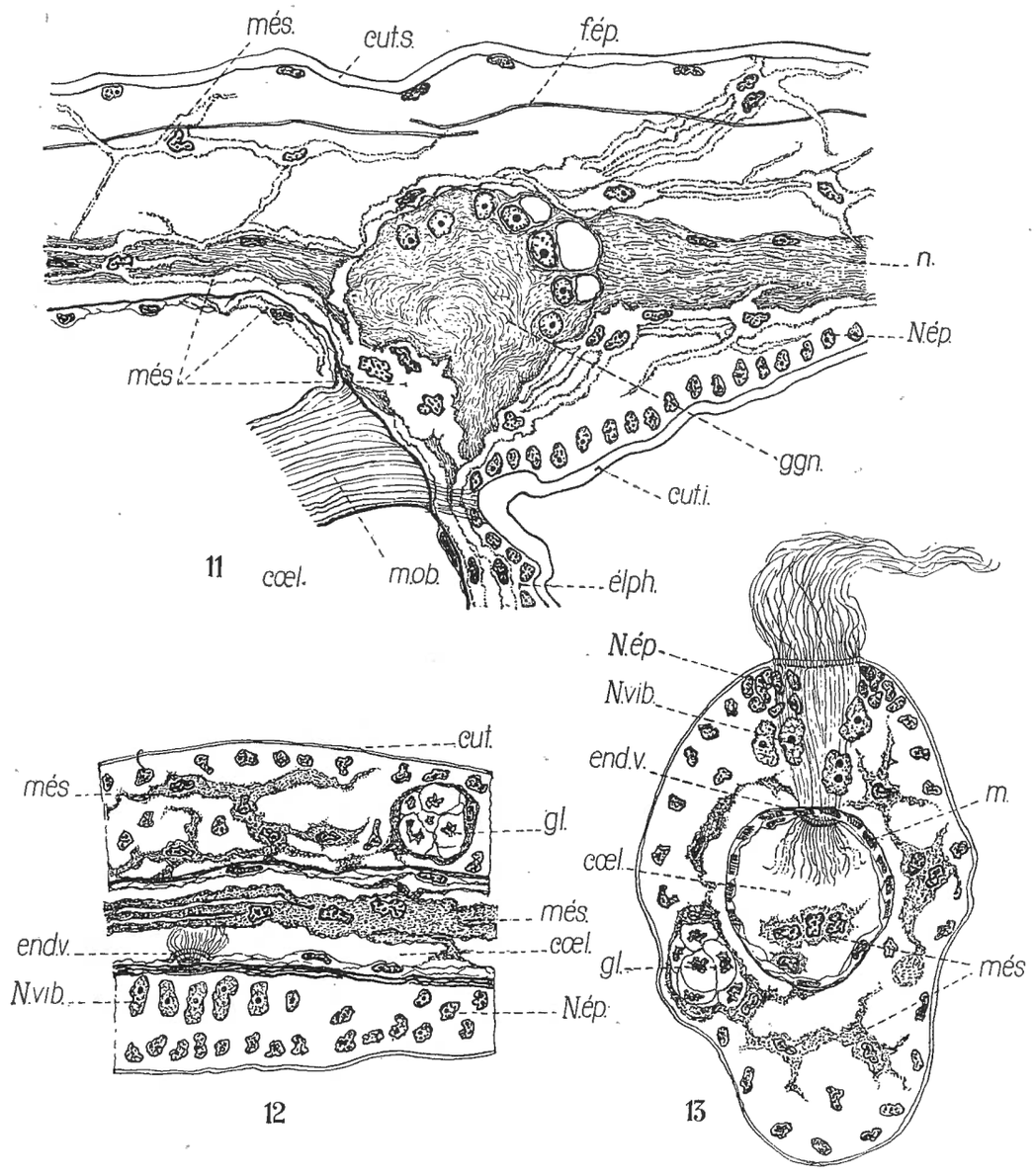


FIG. 11. — *Sigalion mathildae.* — Fragment d'une coupe de l'élytre et de l'élytrophore montrant le ganglion et le départ de deux nerfs. Les formations mésodermiques syncytiales sont en clair dans ce dessin. — *cœl.* = cavité cœlonique; *cut.i.* = cuticule de la face inférieure de l'élytre; *cut.s.* = cuticule de la face supérieure; *f.ép.* = longue fibre épidermique parallèle à la surface de l'élytre; *ggn.* = ganglion nerveux à la base de l'élytre; *més.* = mésoderme dans le corps de l'élytre, autour du système nerveux et dans le cœlome de l'élytrophore; *m.obl.* = muscle oblique; *n.* = nerf dans l'élytre; *N.ép.* = noyaux épidermiques; *p.ély.* = paroi de l'élytrophore.

FIG. 12. — *Sigalion mathildae.* — Portion d'une section longitudinale dans une branchie et passant sur le côté de la bande ciliée. — *cœl.* = cœlome; *cut.* = cuticule mince de la branchie; *N.ép.* = noyaux épidermiques; *N.vib.* = noyaux volumineux des cellules ciliées; *end.vib.* = cellule endothéliale transformée en élément cilié; *gl.* = glande à mucus; *més.* = cordons mésodermiques et ramifications du syncytium dans l'épiderme et dans le diverticule cœlomique de la branchie.

FIG. 13. — *Sigalion mathildae.* — Coupe transversale d'une branchie parapodiale. — *cœl.* = cavité cœlonique de la branchie renfermant des cordons mésodermiques anastomosés; *end.vib.* = cellule endothéliale de la paroi cœlomique qui s'est transformée en élément cilié; *f.m.* = fibres musculaires différenciées dans la paroi cœlomique; *N.vib.* = noyaux des grandes cellules vibratiles de la bande ciliée longitudinale de la branchie; *N.ép.* = noyaux épidermiques toujours accumulés en nombre élevé au voisinage immédiat des éléments vibratiles; *gl.* = glande à mucus; *més.* = mésoderme syncytial.

loppent dans le corps des élytres et dans l'épaisseur de l'épiderme émanant de celles, plus abondantes naturellement, qui vivent dans le liquide cœlomique. La figure 10 montre, dans l'espace compris entre la paroi du corps, la musculature et un cœcum digestif, quelques parties seulement d'un énorme plexus de mésoderme granuleux dont les branches rampent en se multipliant à la surface de ces organes.

Je signale, en passant, la présence dans l'épithélium des cœcums digestifs d'une Coccidie (fig. 10, *Cocc.*) parfois très abondante, avec tous les stades de la schizogonie (*Schiz.*), mais dont la gamogonie ne semble jamais avoir lieu dans l'hôte *Sigalion*. Caullery et Mesnil (1901) ont été les premiers à attirer l'attention sur ces Coccidies de l'épithélium digestif des Polychètes et sur le fait qu'elles n'y présentent jamais que des phénomènes de schizogonie.

La branchie de *Sigalion* (fig. 7, *Br.*) renferme un important diverticule de la cavité cœlomique terminé en cul-de-sac. Selon l'axe de cette cavité branchiale cheminent un nombre variable de grêles cordons de structure syncytiale (*més.*) qui peuvent fusionner ou donner des ramifications dirigées vers la paroi du cœlome (*end.*). Notons, en passant, que de place en place, une cellule endothéliale s'est transformée en cellule vibratile pourvue d'une touffe de cils battant activement dans le liquide cœlomique (*end. v.*). Claparède (1870) a été le premier à observer les mouvements et remous déterminés par l'activité vibratile de ces éléments, que l'on observe d'ailleurs un peu partout (fig. 14) dans la cavité du corps des Aphroditiens.

Les cordons axiaux de la branchie naissent (fig. 7) d'un important plexus (*més.*) qui se trouve dans le haut de l'élytrophore, du côté externe, et qui fournit de nombreuses expansions mésodermiques vers le ganglion et les troncs nerveux primaires de l'élytre, dans le tégument voisin, vers le cœlome et le follicule ovarien.

Dans la paroi même de la branchie (fig. 12, *més.* et fig. 13, *més.*) circulent, en se ramifiant, formant et défaisant leurs anastomoses, d'abondantes coulées de syncytium granuleux et strié; elles sont naturellement en continuité avec les formations homologues de la cavité branchiale; autour des groupements de cellules glandulaires à mucus (*gl.*), elles produisent des sortes de capsules très caractéristiques, que l'on rencontre aussi en beaucoup d'autres points de l'épiderme. Je n'ai jamais observé de glandes épidermiques qui ne soient pas enveloppées de la sorte; cet enveloppement a donc une signification physiologique précise et une nécessité fonctionnelle certaine.

Si nous considérons maintenant la structure de l'une des cténidies parapodiales (fig. 14 et 15), nous y reconnaissons les mêmes caractères que ceux de la paroi de la branchie. Ceci me dispense d'en faire, à son tour, l'analyse.

Darboux (1899) avait donné une reproduction d'une coupe de cténidie de Sigalionien; mais, faute d'avoir soigneusement indiqué les parties du mésoderme qui entrent dans la constitution de l'organe, sa figure devait rester dépourvue

de tout enseignement. La technique rudimentaire employée à cette époque n'eût sans doute pas permis d'atteindre à une plus grande précision.

Les individus que j'ai étudiés possédaient une cténidie en bouton ovale à la face interne de l'élytrophore (fig. 1, *ctn.*). Ils en possédaient une autre au voi-

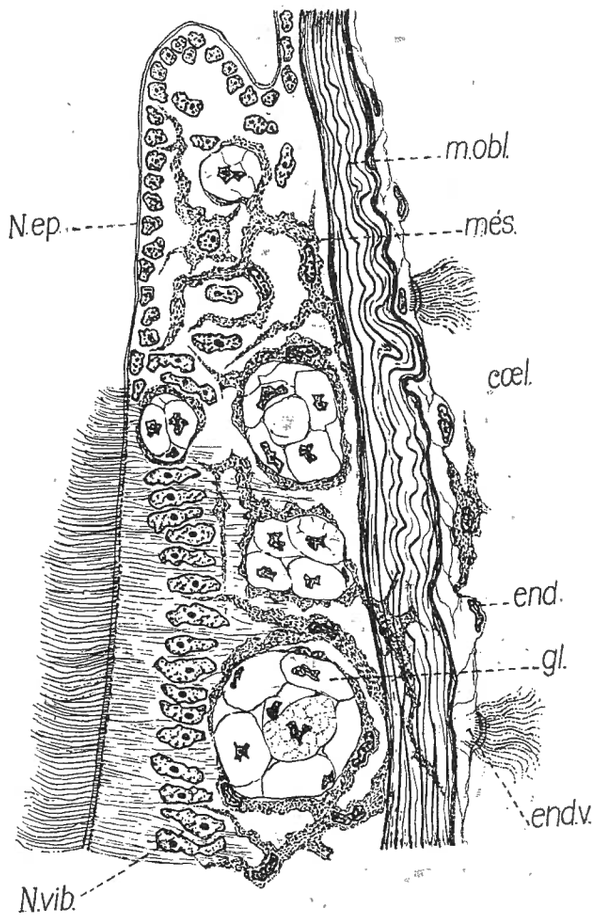


FIG. 14. — *Sigalion mathildae*. — Section pratiquée selon la longueur d'une cténidie (coussinet vibratile) de la rame dorsale, mais légèrement oblique. — *cœl.* = cavité cœlomique; *end.* = endothélium du cœlome; *end. vib.* = cellules ciliées de la paroi cœlomique; *gl.* = cellules glandulaires à mucus; *més.* = diverses parties du syncytium dans l'épiderme, autour des glandes à mucus, dans le muscle et à la face interne de la paroi du cœlome.

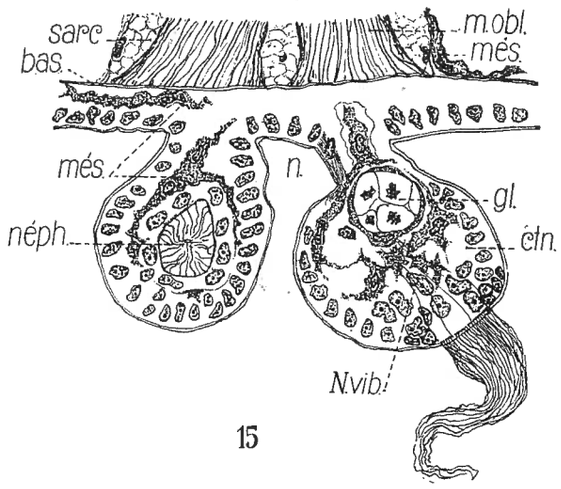
sinage même de la papille néphridienne (fig. 15, *néph.* et *ctn.*) qui semble n'avoir pas encore été signalée et qui était, en tous cas, ignorée de DARBOUX.

Comme la cténidie, la papille néphridienne est essentiellement formée par l'épiderme infiltré de syncytium mésodermique de provenance cœlomique.

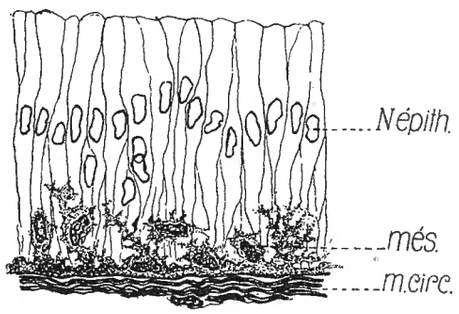
Malgré un examen attentif, je n'ai pu découvrir la preuve d'une pénétration du syncytium cœlomique dans l'épithélium des cœcums digestifs (fig. 10,

cœc. dig.). Par contre, on trouve aisément dans la paroi de l'intestin proprement dit, surtout du côté ventral, des formations mésodermiques installées tout contre la basale (fig. 16). Elles constituent au contact même de cette dernière une couche basilaire granuleuse renfermant des noyaux fortement colorables à contenu serré et allongés parallèlement à la basale. De cette masse profonde s'élèvent, s'insinuant entre les cellules du type épithélial, des expansions protoplasmiques variées d'aspect amiboïde, en fusées, en lamelles, qui se ramifient ou s'étalent, mais, d'une façon générale, se dirigent à travers l'épithélium, vers la lumière (fig. 16, *més.*).

Je considère de telles formations syncytiales comme une tissu de remplacement, une réserve d'éléments ayant conservé des propriétés embryonnaires et



15



16

FIG. 15. — *Sigalion mathildae.* — Coupe du tégument passant par la papille du néphridiopore et la cténidie en bouton qui lui est adjointe. — *ba.* = basale épidermique; *cœl.* = cœlome; *gl.* = glande à mucus; *més.* = traînées mésodermiques dans l'épiderme ou dans le cœlome; *m.obl.* = muscles obliques avec leur sarcoplasme élevé particulier; *n.* = nerf; *néph.* = néphroducte cilié; *N.vib.* = noyaux des cellules vibratiles; *sarc.* = sarcoplasme des muscles obliques.

FIG. 16. — *Sigalion mathildae.* — Fragment d'une coupe transversale de l'intestin proprement dit au niveau de l'étranglement intersegmentaire. — *m.circ.* = muscle circulaire péri-intestinal; *més.* = couche profonde de mésoderme avec noyaux allongés parallèlement à la basale ou dirigés obliquement ou en train de s'orienter dans le sens des cellules de l'épithélium.

je crois que, selon les besoins, les énergides de ce syncytium peuvent évoluer en cellules épithéliales, à ferment ou à mucus.

En somme, le système de cordons et de plexus mésodermiques est généralisé à tout le corps de l'annélide, et il représente *une circulation de cytoplasme à granules et corps bacilliformes à travers tous les tissus* de l'organisme, le stock le plus important se trouvant dans le liquide du cœlome.

Le rôle de toutes ces formations syncytiales est, sans aucun doute, de la plus

grande importance; de plus, il est certainement multiple. D'une façon très générale, le cytoplasme, avec son contenu figuré de granulations et de courts bâtonnets, toujours le même, paraît bien indiquer les caractères d'un état extrêmement voisin de la non-différenciation histologique. Son aspect évoque assez bien celui du cytoplasme des *cellules d'origine* et des éléments mésenchymateux. Toutefois, en maints endroits du corps, cet aspect évolue et donne à penser que, là, des parties du syncytium s'adaptent à des fonctions glandulaires déterminées. N'ayant pas entrepris des recherches histochimiques précises, je n'insisterai pas sur ce côté de la question.

Par contre, ainsi que je l'ai déjà indiqué, on peut s'attendre à ce que les formations syncytiales, si abondantes chez cet animal, jouent un rôle capital dans l'entretien, la réparation des tissus et en particulier dans la régénération du corps. Capables d'obturer rapidement une blessure, même de grande étendue relative, elles fourniraient les éléments d'une cicatrisation, ceux-ci étant, selon moi, *totipotentiels*, c'est-à-dire susceptibles d'évoluer en toutes les catégories de cellules somatiques. Afin de contrôler cette hypothèse, je me suis déjà livré à plusieurs essais de régénération sur *Sigalion* et me réserve de reprendre prochainement à ce sujet de nouvelles recherches accompagnées d'observations histologiques à l'aide des meilleures techniques possibles.

Il faut noter que je n'ai jamais rencontré de mitoses dans ce matériel cellulaire, pas plus dans celui du cœlome que dans l'autre. On ne peut cependant le considérer comme entièrement au repos, en pleine inertie. Il est bien certain, au contraire, qu'à tout moment quelques-unes de ses parties remplissent activement le rôle qui leur appartient et qu'il s'en fait de la sorte une consommation appréciable. L'absence de mitoses tient sans doute au fait que, dans les condition normales, l'utilisation ou la destruction de ces masses mésodermiques est relativement faible par rapport à l'énorme quantité de leur stock disponible. Par contre, si une crise violente survenait dans l'organisme, par exemple un traumatisme dans un métamère ou la perte d'une partie du corps avec la tête ou avec le pygidium, une brusque et volumineuse diminution de ce stock, en ramenant la masse mésodermique libre à des proportions très insuffisantes, déclencherait sans aucun doute une série pressée de divisions mitotiques. En ce qui regarde les multiplications par amitose, peut-être s'en produit-il; mais je n'ai pas observé de scissions nucléaires qui soient convaincantes et je ne crois pas à l'existence de ce mode de division dans le tissu envisagé. Les noyaux incisés, étirés, polybés sont ici le plus communs; mais leur forme irrégulière n'implique nullement la nécessité d'une division directe et s'explique de tout autre manière.

On trouve dans le beau mémoire que Pflugfelder (1929) a consacré à la régénération de la tête chez *Diopatra amboinensis*, des indications intéressantes sur une catégorie de cellules se colorant vivement par la fuchsine et qui normalement se trouvent dans le tissu conjonctif, au voisinage des vaisseaux ou des

muscles. Sans entrer dans plus de détails, je crois pouvoir homologuer avec certitude ces éléments avec ceux des masses mésodermiques de *Sigalion*. Il en est de même pour les « Zellketten mit ernährender Funktion » que cet auteur signale dans la base des tentacules et dont le cytoplasme est bourré de granulations. Pour les éléments mésodermiques que PFLUGFELDER décrit dans le tentacule, la position est en somme la même que celle des traînées syncytiales passées dans l'épiderme de l'autre côté de la basale chez *Sigalion*. Comme il n'existe pas de vaisseau sanguin dans le tentacule, l'auteur allemand pense que ces éléments sont nourriciers; il ajoute : « Eine andre Art der Ernährung als durch jene reihen förmig angeordneten Zellen, kann also kaum angenommen werden. Auf jeden Fall geht der Stofftransport im Tentakel verhältnismäszig langsam vonstatten. Eben deshalb ist man auch in der Lage, das Zustandekommen der Ringlung von der Basis ausgehend, so gut verfolgen zu können ».

NEPHTHYS

Les Nephthydes présentent dans leur lymphe périviscérale de véritables amibocytes, d'ailleurs de grande taille, et pouvant revêtir la forme choanoleucocyte (fig. 17, *chnl.*). Mais nous n'y rencontrons plus les formations en plexus, en

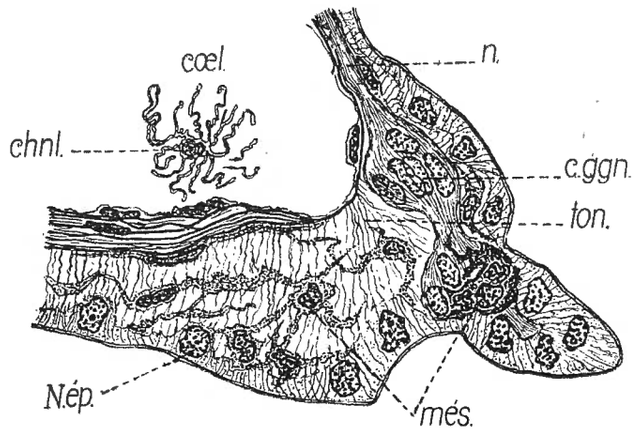


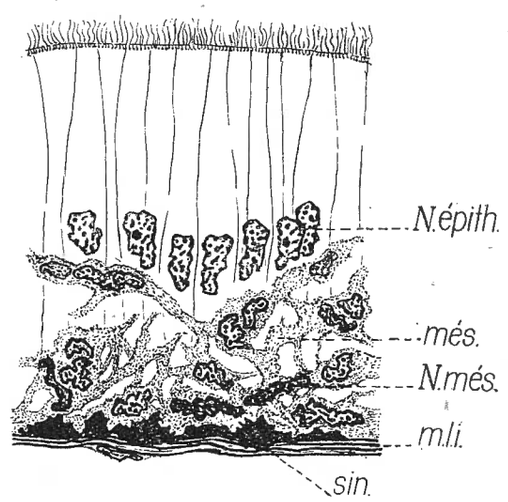
FIG. 17. — *Nephthys hombergii.* — Fragment de coupe horizontale passant par une lame parapodiale. — *cœl.* = cœlome; *chnl.* = amibocyte sous l'aspect de choanoleucocyte; *c.ggn.* = petit ganglion nerveux à la base de la lame parapodiale; *més.* = expansions syncytiales dans l'épiderme et autour du système nerveux; *n.* = nerf; *N.ép.* = noyaux de l'épiderme riche en tonofibrilles (*ton.*).

cordons syncytiaux si abondantes chez *Sigalion*, qui, lui, par contre, ne possède pas normalement d'amibocytes dans le liquide de son cœlome.

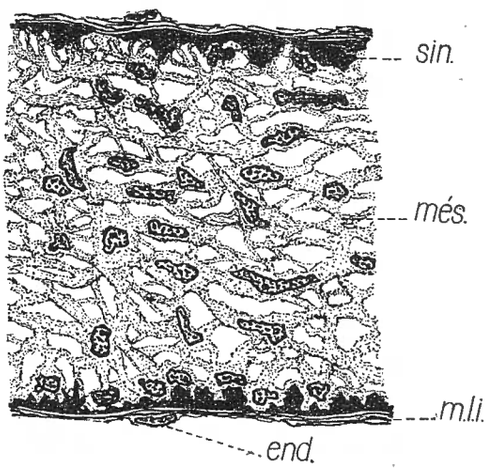
Leur épiderme héberge cependant des traînées de cellules mésodermiques entièrement comparables à celles de l'épiderme de *Sigalion*. Il se peut que de semblables éléments s'individualisent et deviennent libres, mais je les vois tou-

jours attachés les uns aux autres par des prolongements, parfois très déliés ou à peine reconnaissables, qui s'enfoncent dans l'épaisseur des tonofibrilles et rampent aussi contre la basale. Leur contenu est très finement granuleux et, seule, une fixation mitochondriale peut en donner des aspects satisfaisants. Rarement ce fin granuleux apparaît transformé en du pigment jaunâtre.

Les Nephthydes sont surtout intéressants, au point de vue qui nous occupe, par la structure de la paroi digestive. Comme l'indique la figure 18, la partie profonde de cette paroi renferme une trame épaisse de syncytium mésodermique dont les noyaux *N. més.* ont une orientation nettement différente de celle



18



19

FIG. 18. — *Nephthys hombergii.* — Portion de coupe longitudinale de la paroi de l'intestin. *més.* = trame du syncytium mésodermique dans la partie profonde de la paroi digestive; *m.l.i.* = fibres musculaires longitudinales; *N.épith.* = noyaux de l'épithélium digestif; *N.més.* = noyaux mésodermiques profonds; *sin.* = sinus sanguin péri-intestinal.

FIG. 19. — *Nephthys hombergii.* — Portion de coupe tangentielle de l'intestin passant par la trame mésodermique. Mêmes lettres indicatrices que dans la figure précédente.

des noyaux de l'épithélium cylindrique. Leur forme et leur colorabilité sont également particulières. Le cytoplasme qui les renferme est extrêmement dense, parfois homogène, le plus souvent très finement granuleux. De place en place, le syncytium basilaire s'élève et pousse du côté de la lumière, entre les cellules intestinales typiques, des prolongements nucléés qui donnent tout à fait l'impression de devoir se transformer prochainement en cellules épithéliales. Peut-être ne s'agit-il là que de la production de glandes à mucus, se différenciant à partir d'une souche de syncytium mésodermique? Je suis porté à admettre que ce dernier est capable de remplacer toutes les catégories de cellules digestives, aussi bien les cellules à ferments que les autres.

La figure 19 montre l'aspect du stroma mésodermique dans une coupe tangentielle entaillant à peine l'extérieur de la paroi digestive.

Les Nephthydes hébergent parfois des Coccidies et autres sporozoaires intracellulaires qui provoquent des délabrements considérables de la paroi intestinale. Grâce à la présence, dans la partie profonde, de nombreuses réserves de tissu mésodermique à caractères embryonnaires, des restaurations peuvent être obtenues rapidement, par l'intervention d'éléments mobiles, jusque-là indifférenciés, qui s'épithélialisent.

Avant de quitter les Nephthydes, je rappelle que Cl. Raphaël (1934) a signalé dans leur trompe un tissu sous-jacent aux papilles « qui présente des mailles enfermant un pigment jaune ou noir suivant les individus. De part et d'autre de chacun des paragnathes débutent deux traînées où est accumulé le pigment qui se trouvait dans les mailles et qui vont aboutir au début du tube digestif proprement dit ». Ces mailles à pigment représentent, selon moi, dans la trompe les traînées syncytiales réticulées que je trouve dans la profondeur de tout l'épiderme.

Au même type histologique appartiennent sans contredit les formations syncytiales mélanogènes dont tout le monde connaît le prodigieux développement chez *Hirudo* et les autres sangsues, tant dans le tissu conjonctif que dans l'épiderme proprement dit. Là, le plus grand nombre des granulations se convertissent en pigment mélanique. Mais ce phénomène se produit aussi chez *Sabellaria,* par exemple dans le tégument des paléophores soudés en avant de la bouche. Dans cette région, en effet, la coloration grise et noire est causée par l'accumulation de pigment dans le cytoplasme d'éléments syncytiaux (fig. 25) qui siègent soit à la face interne de la basale épidermique, soit dans l'épiderme lui-même, mais le plus souvent dans ce dernier uniquement. Les corps bacilliformes subissent la transformation en grains de pigment et se comportent de la sorte comme les chondriosomes de ces types de cellules où l'on peut suivre l'évolution de ces derniers en grains mélaniques.

NEREIS

Le matériel néréidien est loin d'offrir les mêmes ressources pour l'étude poursuivie dans ce travail. Toutefois, l'épiderme renferme chez *Nereis diversicolor* des séries d'éléments mésodermiques chargés de pigment vert ou de granulations couleur rouille; la plupart entrent dans la formation de sortes de réseaux colorés que l'on peut rapprocher des nappes pigmentées décrites par Claparède (1870) dans l'épiderme de *Nereis dumerilii* à Naples. On sait, d'autre part, que la paroi cœlomique de cette dernière annélide renferme tout un revêtement de cellules étoilées chargées de pigment violet ou brunâtre. Sans doute trouverions-nous là, au cours d'une étude approfondie, l'équivalent des formations syncytiales décrites dans les pages précédentes pour d'autres polychètes beaucoup plus favorables.

SABELLARIA

Les formations mésodermiques syncytiales sont ici au moins aussi bien représentées que chez *Sigalion*. Mais on n'y rencontre pas de masses volumineuses et d'accumulations en plexus suspendues dans le cœlome, comme chez l'Aphroditien. Notons dès maintenant que le liquide cœlomique ou lymphe périviscérale, tout comme chez *Sigalion*, ne renferme jamais d'éléments cellulaires libres, amibocytes et autres formes dérivées tels que linocytes et éléocytes. Et le sang vasculaire de *Sabellaria*, coloré par de l'hémoglobine, est toujours dépourvu d'hémacytes. Tous les tissus du corps sont infiltrés, à des degrés variables cependant, par le syncylium mésodermique et, de même que chez *Sigalion*, on peut parler d'une pénétration généralisée de ce syncytium dans l'organisme entier, sorte de circulation à travers tous les organes d'un cytoplasme chargé de courts bâtonnets qui montrent la plupart des propriétés des chondriosomes.

Les fixations au sublimé acétique et au liquide de Bouin donnent des résultats très imparfaits; il faut utiliser un fixateur osmiqué renfermant peu d'acide acétique ou, mieux encore, le liquide de Helly (ou Zenkerformol), bref un fixateur dit mitochondrial; après quoi l'on colore par le procédé d'Altmann ou de Volkonsky.

Il ne me semble pas utile de décrire les différents aspects de ce mésoderme dans les diverses parties de *Sabellaria*. Ce *constituant ubiquiste* de l'organisme, on le retrouve non seulement dans tout l'épiderme (fig. 20), où il évolue principalement en glandes à mucus, mais dans toute la musculature, où il circule dans le centre même des gros troncs longitudinaux et des masses musculo-conjonctives des énormes paléophores. Il pénètre les enveloppements conjonctifs des nerfs et des centres nerveux, étant d'ailleurs, selon toute vraisemblance, l'origine de ce tissu conjonctif. C'est lui aussi, me semble-t-il, qui est la souche des vastes massifs glandulaires thoraciques produisant la sécrétion qui sert à agglomérer les grains de sable pour la construction du tube, et c'est lui qui leur fournit des éléments de remplacement.

J'ai signalé récemment (1935, *Académie des Sciences de Paris*, t. 200, p. 1783) sa présence dans les deux néphridies thoraciques : « Dans la partie profonde de l'épithélium néphridien, à quelque distance de la basale, cheminent de singuliers cordons d'allure mésenchymateuse dont le cytoplasme dense est chargé de courts bâtonnets, tous orientés de la même manière et prenant vivement la fuchsine dans la coloration d'Altmann. Ces cordons syncytiaux se ramifient dans l'épaisseur de l'épithélium et représentent les prolongements intra-épithéliaux de tout un système de formations identiques siégeant dans le tissu conjonctif, la musculature et même l'épiderme. Il s'agit là, en effet, d'un constituant mésenchymateux commun aux diverses catégories tissulaires, bref d'un stock toujours présent de tissu de remplacement; l'épithélium de la néphridie ne montre jamais de cinèses ni de noyaux en amitose; le remplacement des par-

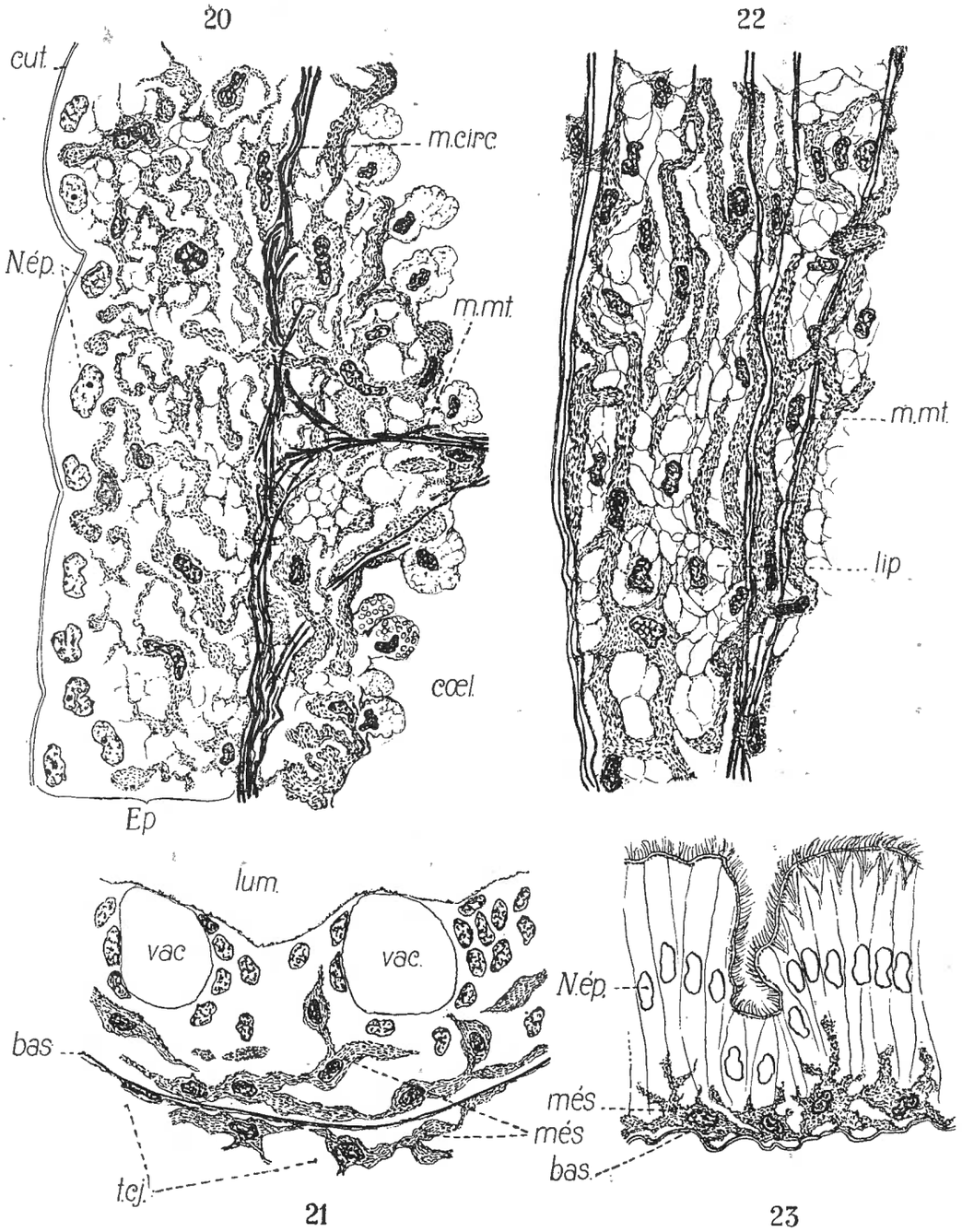


FIG. 20. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment de coupe transversale à travers le tégument dans la région postérieure du corps un peu en avant de la « queue ». — *cœl.* = cavité cœlomique; *cut.* = cuticule épidermique; *Ep.* = épiderme; *N.ép.* = noyaux épidermiques; *m.circ.* = musculature circulaire; *m.mt.* = musculature à direction radiaire du mésentère ventral.

FIG. 21. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment de section transverse dans une néphridie thoracique. *bas.* = basale; *lum.* = lumière de la néphridie; *més.* = cordons mésodermiques à contenu bacilliforme dans l'épithélium excréteur et dans le tissu conjonctif et glandulaire environnant *t.cj.*

FIG. 22. — *Sabellaria spinulosa*. — Coupe dans la longueur du mésentère ventral montrant l'aspect en réseau des coulées mésodermiques et le continu bacilliforme de leur cytoplasme. — *lip.* = emplacement des enclaves graisseuses et des lipoïdes dans les mailles d'éléments qui proviennent du syncytium et ont subi la transformation graisseuse; *m.mt.* = lamelles myoplasmiques dans le mésentère.

FIG. 23. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment de coupe transversale du tube digestif antérieur. *bas.* = basale de l'épithélium revêtue par un fourreau musculaire et conjonctif non représenté; *més.* = cellules et syncytium mésodermiques à bâtonnets; *N.ép.* = noyau de cellule épithéliale ciliée

ties détruites (et cette destruction est fort active) au cours de l'élaboration excrétoire est assuré par la réserve en constituants cellulaires de ces curieuses ramifications syncytiales. »

Aux figures contenues dans cette note j'ajoute aujourd'hui un croquis rapide (fig. **21**) indiquant le même fait rapporté ci-dessus et qui montre, de plus, quelques traînées syncytiales en dehors de la basale dans le tissu conjonctivo-glandulaire accolé directement à la néphridie en plusieurs endroits. Je crois que l'*existence d'un tel syncytium intraépithélial n'avait pas encore été signalée dans une néphridie* de polychète.

La figure **20** reproduit l'aspect du fourreau tégumentaire dans les jeunes métamères de la région postérieure du corps proprement dit. Les branches syncytiales se terminent, du côté de la cuticule épidermique, sous la forme de massues caractéristiques. Je n'ai pas encore élucidé la genèse des lamelles et des fibres musculaires au niveau de ces jeunes métamères, mais je considère comme très probable leur production par une partie des éléments syncytiaux ici représentés *évoluant en myoblastes.*

Dans les mésentères de la même région, le syncytium revêt plus particulièrement l'allure de gros cordons lisses anastomosés qui (fig. **22**), au début de mes recherches, m'en avaient imposé comme pouvant être des sortes de plasmodes de nature parasitaire. Le rattachement que j'avais fait de ces prétendus plasmodes à des formes de schizogonie parfois très communes dans la queue du même animal est erroné (**1930**, *Académie des Sciences de Paris*, t. **104**).

Dans toute la partie antérieure du tube digestif, l'aspect du mésoderme, à la base de l'épithélium, est celui de la figure **23**. Dans la partie postérieure et à l'origine de la queue, c'est celui de la figure **24**; de nombreux éléments en continuité par leurs branches s'insinuent dans la partie profonde de l'épithélium cilié et s'y transforment en cellules glandulaires, dont la croissance se fait en direction de la lumière intestinale. Toutes les branches proviennent d'une couche basilaire syncytiale, dans laquelle se trouvent incluses les fibres musculaires longitudinales et circulaires. A l'endroit où le mésentère s'insère à l'intestin, on saisit la continuité entre les cordons de la figure **22** et ce syncytium basilaire.

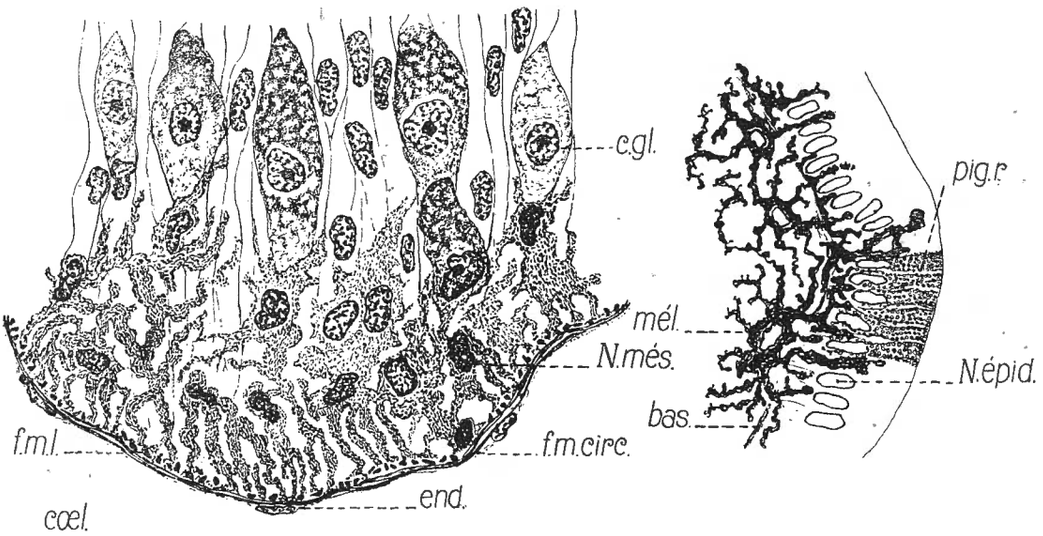
Dans la queue, la cavité qui sépare le rectum de l'enveloppe tégumentaire est étroite et elle est traversée par quelques brides mésodermiques. A première vue, à cause de ces dernières, on serait tenté de considérer cette cavité comme étant du blastocœle; mais l'existence, chez *Sigalion*, de tractus et de brides comparables, en plein cœlome, enlève beaucoup de valeur à l'argument et permet d'y voir une dépendance cœlomique.

Enfin, les muscles longitudinaux se trouvent immergés dans un tissu conjonctif qui déborde fortement dans le cœlome, où ils obstruent la cavité parapodiale. La plus grande partie de cette masse est chargée de réserves graisseuses et de substances lipoïdiques; le reste est formé de traînées syncytiales et de cordons ramifiés à contenu bacilliforme, Ces dernières parties représentent l'élé-

ment actif circulant qui, en s'immobilisant, produit la sorte de tissu adipeux prodigieusement abondant de *Sabellaria*. Je considère ces masses de tissu graisseux comme équivalentes à l'ensemble des éléocytes, cellules flottantes à fonctions multiples et tout à la fois phagocytes, éléocytes et néphrocytes, tels qu'on les rencontre dans plusieurs types de polychètes.

MALAQUIN (1905) a décrit un tissu conjonctif à réserves analogue dans *Salmacyna* et *Filograna*, où il fournit des éléments histogénétiques lors des phénomènes de scissiparité.

Peut-être faudrait-il rapprocher le cytoplasme de ce syncytium avec celui de certains myélocytes ou des mastocytes histiogènes chez les Vertébrés; la res-



24 25

FIG. 24. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment de coupe transversale dans l'épithélium intestinal postérieur vers la naissance de la « queue ». Vue du syncytium à contenu bacilliforme dans la partie profonde de la paroi intestinale et de sa transformation en éléments glandulaires. — *c.gl.* = cellule glandulaire jeune; *cœl.* = cœlome; *end.* = endothélium cœlomique; *f. m.circ.* = musculature circulaire et *f.m.l.* = musculature longitudinale de l'intestin; *N.més.* = noyau du syncytium.

FIG. 25. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment d'une coupe oblique de l'épiderme qui recouvre la partie ventrale des paléophores soudés et la languette antérieure médiane. *bas.* = basale épidermique; *mél.* = syncytium mésodermique à contenu de mélanine; *N.épid.* = noyau de cellule épidermique dont les chondriosomes se sont transformés en granules de pigment (*pig.r.*) roux qui chargent la partie supérieure de la cellule.

semblance avec les cellules migratrices fuchsinophiles des Spongiaires, par exemple chez *Ficulina ficus*, décrites par FAURÉ-FRÉMIET (1932), est plus suggestive.

En résumé, chez *Sigalion* et *Sabellaria*, le mésoderme syncytial si abondant représente à la fois l'ensemble des *cellules d'origine du sang* (lymphe périviscé-

rale et sang des vaisseaux) des polychètes le plus évolués et l'ensemble des tissus histogénétiques. *Sigalion* et *Sabellaria* doivent, en effet, par beaucoup de caractères, être considérés comme voisins des types primitifs. Remarquons à ce sujet que la ciliation épidermique est fortement développée chez eux, et en particulier chez *Sabellaria*, à la surface dorsale, sous forme de nombreuses bandes transverses, dans tout le territoire séparant les deux rangées de branchies, elles-mêmes garnies d'une forte ciliature. Avec *Nephthys*, on a affaire à un type intermédiaire chez lequel le mésoderme syncytial est encore assez bien représenté, et les conditions sont à peu près les mêmes chez les Phyllodociens. C'est ainsi que l'épiderme d'*Eulalia viridis* renferme des traînées syncytiales chargées de pigment vert qu'on retrouve autour des masses ganglionnaires dans la chaîne nerveuse.

Des recherches sur la régénération de la région postérieure du corps de *Sabellaria*, que je dois compléter prochainement, ont montré que seuls les éléments du syncytium interviennent dans les processus histogénétiques et d'histolyse. Tout en perdant leur fuchsinophilie, ils sont susceptibles de s'épithélialiser rapidement, par exemple pour former un nouvel épiderme; les mitoses n'apparaissent qu'en second lieu à la fois dans l'épithélium tout récent et dans le matériel à allure mésenchymateuse abrité par lui. Les avis sont d'ailleurs très partagés autour de ces questions de réintégration tissulaire. Rappelons ici brièvement que, pour la majorité des auteurs ayant opéré sur le matériel annélidien, ce sont les cellules de l'épiderme voisin de la blessure qui, en se dédifférenciant, deviennent les éléments du mésoderme. Pour O. PFLUGFELDER (1929), les cellules de cet épiderme deviennent migratrices, mais ne produisent que de l'épiderme, jamais du mésoderme.

Dans ces dernières années, on a également beaucoup discuté sur le rôle du système nerveux au cours des phénomènes de Régénération. Pour la plupart des auteurs, la présence de la chaîne nerveuse ventrale au niveau de la section est nécessaire à la régénération; pour quelques autres, elle ne le serait pas, la régénération ayant lieu alors même que la chaîne nerveuse a été supprimée dans les segments suivants. Pour ma part, je pense que ce n'est pas l'élément nerveux ancien qui entre en jeu et peut sembler nécessaire, mais bien le tissu mésodermique toujours présent autour du système nerveux et parfois très abondant chez certaines espèces. Il me semble possible que la régénération ait lieu aisément, sans la présence des cordons nerveux, chez des espèces riches en mésoderme stocké, *Sigalion*, par exemple. Pour d'autres, au contraire, chez lesquelles la plus grande partie du mésodermique se trouve attaché étroitement à la chaîne nerveuse, si l'on détruit celle-ci sur une assez grande longueur, il se produit une diminution trop brusque du matériel histogénétique, et la régénération échouera. Est-ce que cette hypothèse est susceptible d'un contrôle approfondi? L'étude histologique et cytologique de l'animal servant à l'expérience devrait, au préalable, avant toutes choses, être pratiquée minutieusement.

Université de Lille.

OBSERVATIONS SUR LE RYTHME CARDIAQUE D'*ANOMIA SIMPLEX* (D'ORBIGNY) (*LAMELLIBRANCHIAE*) [1]

PAR

Albert E. NAVEZ (Woods Hole, Mass.).

« ... d'observer ses battements, sans qu'il soit nécessaire d'entamer la coquille. C'est un grand avantage... sur d'autres espèces..., quand il s'agit, par exemple, d'étudier l'action de la chaleur, ou d'autres facteurs extérieurs, sur le rythme cardiaque d'un Mollusque... »

(L. FRÉDERIC, *Arch. Int. Physiol.*, 14, 360, 1914.)

INTRODUCTION

Dans nombre de travaux physiologiques, les auteurs ont souhaité voir l'organisme expérimental être muni naturellement de cloisons transparentes permettant ainsi de suivre *in vivo* l'organe ou le processus étudié dans le cours de leur développement. C'est ce qui a du reste amené des auteurs à établir une technique permettant de fixer une « fenêtre » à l'un ou l'autre organe. Malgré les résultats intéressants obtenus de cette façon, il n'en reste pas moins vrai que c'est là une opération supplémentaire entraînant une intervention dans les processus normaux de l'animal.

Trop souvent il est à noter que de telles interventions sont préjudiciables, modifiant trop profondément la balance normale des fonctions. C'est ce qui fait que la possibilité d'étudier un animal transparent, sans avoir à y découper au préalable des fenêtres, mérite d'être considérée plus fréquemment, surtout quand on se sert de cet organisme pour étudier la relation existant entre un facteur du milieu extérieur et le fonctionnement d'un organe visible.

En 1928, le Dr Robert Tracy Jackson, du Museum of Comparative Zoology

[1] Quelques-uns des résultats rapportés dans la présente note ont été présentés en démonstration aux réunions « General Meetings » de ce Laboratoire, le 3 septembre 1931.

de Harvard (Cambridge, Mass., U. S. A.), avait attiré mon attention sur le fait que des organismes tels qu'*Anomia simplex* ou les jeunes stades du développement de *Fulgur* (*Sycotypus*) sont virtuellement transparents et permettent une étude prolongée d'un certain nombre d'organes sans avoir à disséquer l'animal au préalable.

De plus, grâce à une technique publiée par le Dr Jackson (1888), il est possible d'obtenir des exemplaires d'*Anomia* depuis les tout premiers stades du développement et de suivre les mêmes individus pendant le cours de leur existence. Il disposait pour cela des pièces de verre dans un tuyau de grès ou dans un cadre de bois, placé à peu de distance sous la surface de basse mer, et permettait ainsi aux jeunes larves de se fixer de façon permanente sur le verre. Les lames de verre constituent un substratum excellent pour leur fixation, offrant une bonne surface de prise et permettant, d'autre part, à la coquille de se développer de façon très régulière en contact avec le plan de verre.

Jackson (1890) rapporte avoir capturé ainsi en 1887, sur une plaque de verre de 10×15 cm., 82 jeunes huîtres, et comme il était spécialement intéressé dans les jeunes stades, le matériel fut fixé sans plus attendre. Il est intéressant de noter que cet échantillon est toujours en parfait état de conservation, indiquant ainsi combien le ciment de la valve d'huître est résistant. Le fait que des huîtres (ici *Ostrea virginiana* Lister) se fixent ainsi sur des supports de verre permet de préjuger qu'un grand nombre d'autres organismes fixés et à larves planctoniques peuvent se fixer de même (1).

Parmi les plus communément rencontrés se trouvent *Cliona*; *Molgula manhattensis* (De Kay); *Botryllus Schlosseri* (Pallas); des *Serpula* et autres vers tubicoles; *Crepidula fornicata* (Lam.); *Pecten irradians* (Lam.); *Modiola plicatula* (Lam.); *Urosalpinx*; *Littorina*; *Nassa* (*Ilyanassa*) *obsoleta* (Say), etc. Les jeunes exemplaires de ces derniers genres sont utiles pour le nettoyage des plaques de verre, que leur nutrition achève.

En se servant de lames microscopiques comme réceptables, il est particulièrement aisé de se procurer nombre d'organismes bien fixés sur un support favorable à l'étude.

Il est évident qu'un matériel à manipulation aisé et bien adapté par nature à l'observation doit être susceptible de livrer un bon nombre de faits intéressants, même s'il n'a pas été possible de répéter avec ce matériel toutes les expériences faites par les auteurs qui se sont occupés des questions de circulation et de muscle cardiaque chez les Mollusques.

De par les difficultés techniques, il a été impossible de déterminer, comme

(1) En fait, les Drs J. A. Dawson et T. H. Bissonnette employaient régulièrement ce même procédé pour récolter du matériel d'observation pour une classe de Zoologie (Invertébrés) professée au « Marine Biological Laboratory » à Woods Hole, Mass. Je leur suis redevable de m'avoir suggéré les emplacements appropriés pour la récolte de mon matériel.

l'avaient fait Willem et Minne (1898) et Frédéricq L. (1914), la pression interne existant dans le cœur ou la distribution de ces pressions en différents points de l'animal, toutes choses hautement importantes pour la physiologie de l'animal.

D'un autre côté, certaines relations physico-chimiques impliquées dans les processus cardiaques ont pu être suivies de façon plus adéquate qu'avec d'autres organismes.

Les observations suivantes ont été faites sur un matériel obtenu de la façon indiquée, l'organisme considéré étant *Anomia simplex* (D'Orbigny), l'organe étudié, le muscle cardiaque.

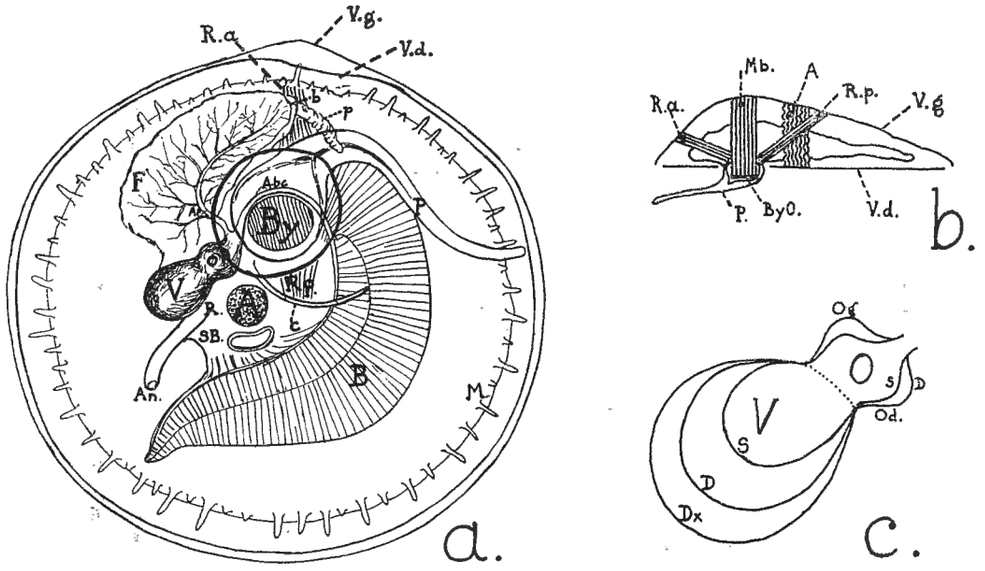


FIG. 1. — **a** = Diagramme de l'anatomie de l'Anomie examinée au travers de la valve droite (plane).

A = muscle adducteur.
Abc = artère branchio-cardiaque.
Af = artère du foie.
An = anus.
b = bouche.
B = branchies (quatre feuillets dont un seul est représenté.
By = byssus.
c = caecum.
M = manteau de la valve droite.
O = oreillette droite.
p = palpe buccal (un seul représenté).
P = pied.
R = rectum.
Ra = muscle rétracteur antérieur.
Rp = muscle rétracteur postérieur.
SB = support des branchies.
V = ventricule.
Vd = valve droite.
Vg = valve gauche.

FIG. 1. — **b** = Coupe sagittale schématique. Mêmes symboles qu'en **a**.
ByO = ossicule du byssus (extrémité calcifiée). *Mb* = muscle du byssus.

FIG. 1. — **c** = Diagramme des dimensions du cœur en systole (*S*), diastole (*D*) et en diastole à amplitude extrême (*Dx*). La position de l'oreillette gauche (*Og*) est légèrement tournée vers la droite.

Les figures 1 *a* et 1 *b* sont inspirées en partie par les planches de Jackson et de Lacaze-Duthiers.

L'Anomie a été étudiée anatomiquement par Lacaze-Duthiers (1854) il y a plus de trois quarts de siècle et son article reste toujours comme un modèle du genre. Les planches qui accompagnent son travail donnent une excellente idée de l'organisation de l'animal. Plus récemment, Jackson (1890), dans sa belle étude sur la Phylogénie des Pélécypodes, a décrit avec le plus grand soin la structure et le développement du jeune organisme, attirant spécialement l'attention sur les particularités anatomiques déterminées par les conditions spéciales de vie. Une belle planche accompagne le mémoire de Jackson. Les planches de Lacaze-Duthiers et de Jackson ont servi de guide à l'étude anatomique de cet organisme et aussi pour établir la figure 1, *a* et *b*. Elle permet de remarquer que l'organisme est fixé par un byssus musculaire, à pointe calcifiée passant par encoche dans la valve droite, qui elle-même est plane et très mince, la valve gauche étant, au contraire, fortement bombée et « contenant » essentiellement tout l'organisme.

Les organes les plus aisément reconnaissables sont les branchies, très développées, et le foie, coloré souvent en brun clair et qui semble constituer la plus grande partie du corps. Il est à noter que la bouche est peu visible au fond d'une dépression, encadrée par les deux palpes buccaux et située près du muscle byssal; que l'estomac est creusé dans le foie; que le rectum est presque placé en dehors de l'économie dans la chambre cloacale et qu'à la base du rectum se trouve un caecum très développé. Dans les jeunes stades, le pied est un organe très mobile, s'étendant très fréquemment en dehors de la coquille et passant aussi tout autour des muscles adducteurs et rétracteurs.

Le cœur est un organe pulsatile (à fibres lisses) situé entre le foie et le rectum et aisément découvert par ses mouvements rythmiques. Il est constitué par un ventricule et deux oreillettes, le péricarde étant distinct chez les très jeunes individus (Jackson) et probablement soudé au cœur chez l'adulte (Lacaze-Duthiers). L'appareil circulatoire comprend en outre deux grosses branches antérieures issues du bulbe aortique et allant au foie et aux branchies, et les branches postérieures passant entre les muscles des valves et se rendant dans le manteau. Deux gros troncs veineux ramènent le sang au cœur et sont plus difficiles à découvrir.

Le système nerveux est d'observation difficile, surtout sur le vivant. Avec beaucoup de soins on peut en trouver une partie importante entre les deux branchies, près du point de jonction de deux organes allongés (corps de Bojanus) : la masse des ganglions branchiaux dont partent plusieurs filets nerveux, entre autres les deux troncs antérieurs allant vers les ganglions buccaux et pédieux (que je n'ai jamais observés sur le vivant); les deux troncs branchiaux partant latéralement et le nerf du manteau.

Au cours de mes expériences, les ganglions branchiaux furent les seuls auxquels j'ai appliqué les courants d'induction. Les effets obtenus peuvent être directs ou par irradiation; sans une étude spéciale il m'est impossible de préciser davantage.

PREMIERE PARTIE. — TECHNIQUE

Des cadres rectangulaires, en bois soigneusement paraffiné à haute température, et lestés de plomb à l'un des petits côtés, sont garnis dans des rainures transverses, faites dans les longs côtés, de paires de lames microscopiques. Les deux faces latérales des cadres sont faites de treillis métallique galvanisé, à mailles de 5 mm. de côté, disposées en portes qui permettent l'enlèvement et le remplacement aisés des lames portant les organismes. Cinq ou six de ces cadres, contenant chacun 24 lames, adossées et numérotées, sont suspendus depuis la seconde moitié de juin ou à la fin de ce mois, à une profondeur d'environ un mètre sous le niveau de la mer à marée basse (1), dans un endroit plus ou moins abrité.

Après un temps variable, dépendant probablement des conditions climatiques, mais en général dès le 15 juillet, on découvre de toutes jeunes formes d'*Anomia* à peine fixées. Elles atteignent alors un diamètre de l'ordre du millimètre et montrent très distinctement la prodissoconche à valves symétriques caractéristique de ce stade. A ce moment elles sont fixées par un byssus terminé par plusieurs points calcaires parfaitement distincts qui, plus tard, chez l'adulte, s'anastomoseront en une plaque. Elles sont le plus souvent mobiles et se détachent assez aisément.

Ce caractère de mobilité se rencontre encore chez des individus atteignant 3, 4 et même 5 mm. de diamètre. Il rend le travail un peu plus délicat, car tout stimulus un peu violent détermine souvent le détachement de l'animal. Ceci est surtout à prendre en considération quand on procède au nettoyage des lames, c'est-à-dire à l'enlèvement de la faune et de la flore adventices qui pourraient entraver le développement normal de l'*Anomia*. Un pinceau d'aquarelliste est très utile pour enlever les sédiments accrochés aux coquilles.

Pour le transport au laboratoire, le cadre est placé immédiatement, dès sa sortie de l'eau, dans un baquet d'eau de mer, ce mollusque étant loin d'être aussi résistant que l'*Ostrea* à l'exposition hors de l'eau, spécialement dans les jeunes stades. Au laboratoire, les lames sont gardées individuellement dans des récipients plats, à rainures moulées dans le verre, utilisés par les cytologistes pour leurs colorations. Un courant continu d'eau de mer de la distribution du laboratoire baigne complètement les lames porte-objets. En règle générale, les lames ne sont pas gardées au laboratoire plus de douze heures. De cette façon, aucune entrave n'est apportée à la nutrition des animaux. Il est à noter également que des lames de verre dans leurs cadres forment autant de septa séparant autant de

(1) L'emplacement le plus favorable à Woods Hole est le « pier de la Cayadetta », une jetée en bois s'étendant à environ 75 mètres en mer (Great Harbor), et auquel étaient amarrés les viviers du laboratoire et le bateau de récolte. Ces objets abritaient ainsi plus ou moins les cadres, sans être des obstructions trop grandes.

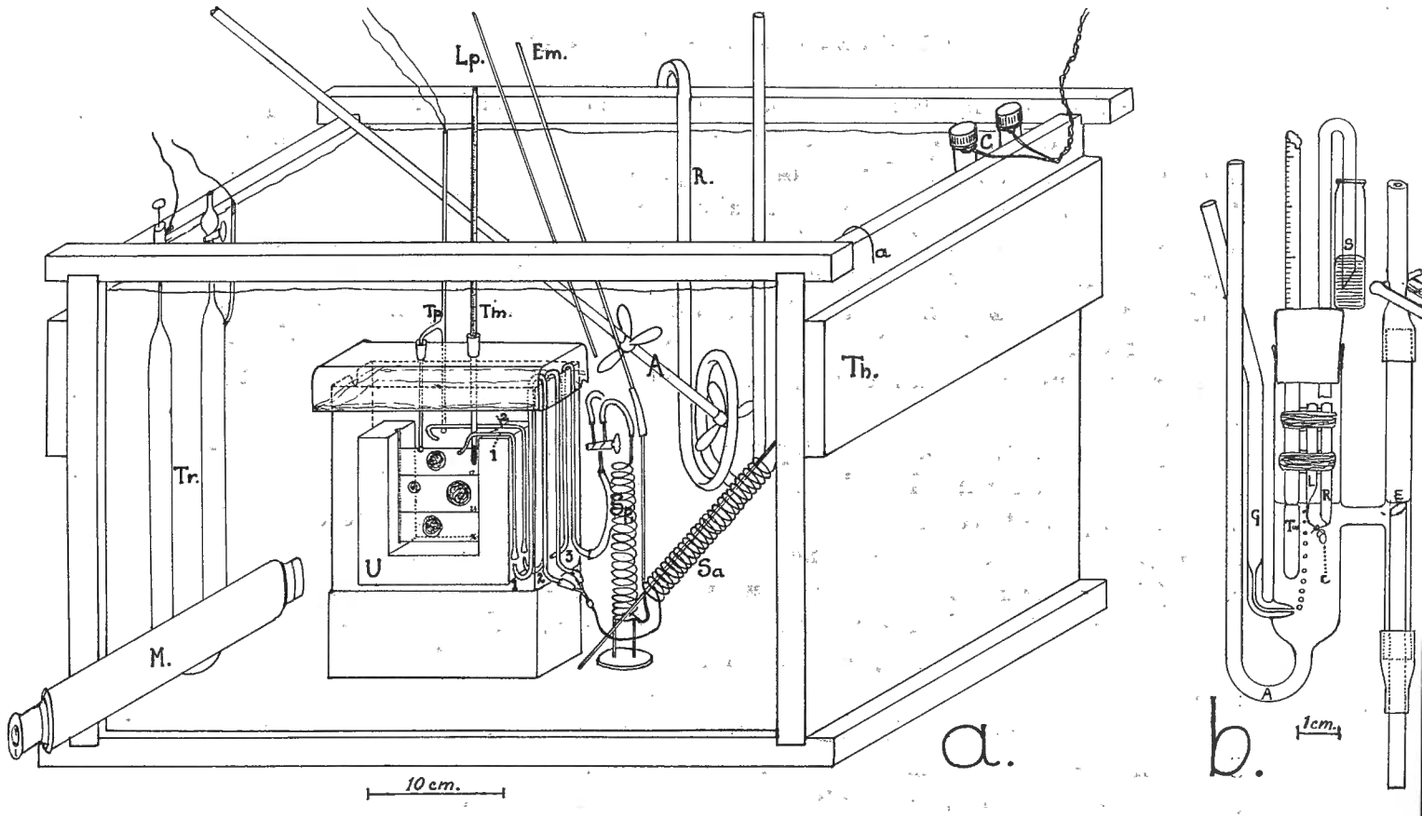


FIG. 2. — **a** = Le thermostat avec sa garniture d'appareils d'observation.

a = entrée de l'air dans le serpentin de cuivre *Sa* et dans la chambre d'observation par les ajutages *1* et *2*.
A = agitateur connecté au moteur électrique.
C = chauffage électrique.
Em = tube de verre amenant l'eau de mer dans le serpentin en pyrex *Sp* au robinet à trois voies, et dans la chambre d'observation par le tube *3*.
Lp = tube de verre amenant le liquide de perfusion dans un second serpentin de pyrex non représenté, puis de là au robinet à trois voies et à la chambre d'observation par le tube *3*.
M = microscope d'observation (grossissement 12 fois).
R = tube de cuivre réfrigérant (eau de fusion de glace).
Sa = serpentin en cuivre pour l'admission de l'air ou des gaz.
Sp = serpentin en pyrex.
Th = thermostat.
Tm = thermomètre.
Tp = thermopile.
Tr = thermorégulateur à mercure.
U = bloc en ébonite, en U, porte-plaques de verre.

FIG. 2. — **b** = Le tube à perfusion pour le cœur isolé.

A = le tube d'amenée du liquide de perfusion.
C = le cœur en place sur le capillaire L.
E = le tube à écoulement connecté au bas avec un siphon à branches égales et réglable par la hauteur de son orifice.
G = le tube d'amenée des gaz dans le tube à perfusion.
L = le crochet de verre en L.
R = la baguette de verre dont l'extrémité forme ressort et maintient le cœur en place sur L.
S = la soupape à mercure.
Tm = le thermomètre servant également de support.

chambres sans communication, excepté par l'extérieur, ce qui permet de retrouver et d'employer toujours les mêmes individus d'*Anomia*. De plus, avec un crayon gras à marquer le verre, il est possible de distinguer également les individus au moyen de signes.

Les observations proprement dites se font de la façon suivante : Un cadre d'ébonite (1) avec rainures verticales reçoit trois lames de verre (25×75 mm. ou 30×75 mm.) portant les organismes. Ce cadre est placé dans une cuve à faces parallèles remplie d'eau de mer et immergée, après avoir été munie d'un couvercle de verre faisant cloche à plongeur, dans un thermostat ayant une capacité de 75 litres. Les faces antérieure et postérieure du thermostat sont faites de glaces planes, le fond et les côtes, de pièces de chêne d'environ trois centimètres d'épaisseur. Ce thermostat est contrôlé au moyen d'un thermorégulateur à mercure sensible à $\pm 0.003°$, d'un système de relais à haute résistance et d'un chauffage électrique ayant une capacité thermique propre très faible. De plus un système réfrigérant à circulation d'eau de fusion de glace permet de travailler au voisinage de la température du laboratoire et au-dessous. Un agitateur électrique brasse la masse d'eau du thermostat de façon complète. Dans le thermostat sont immergés également les serpentins de verre pyrex servant à équilibrer la température des liquides y passant avant d'être amenés dans la chambre d'observation; un serpentin en cuivre (à parois très minces et d'un diamètre de 2 mm. intérieurement) destiné à établir l'équilibre thermique pour les courants gazeux envoyés dans la chambre d'observation; une thermopile à huit jonctions, employée différentiellement, avec un galvanomètre à faible résistance, l'autre groupe de jonctions étant dans la chambre d'observation; enfin un thermomètre gradué en 1/20 de degré et lu au moyen d'une loupe. Par la présence du cadre-support et des lames de verres portant l'organisme, le liquide contenu dans la chambre d'observation est difficile à agiter. De plus, comme je désirais enfoncer cette chambre complètement sous la surface de l'eau du thermostat, pour éviter des différences de températures par l'intermédiaire de l'air (ce qui nécessitait l'arrangement du couvercle en cloche à plongeur), il eût été difficile d'y introduire un agitateur mécanique. L'agitation pneumatique a été résolue comme suit : le long serpentin de cuivre par lequel de l'air sous la faible pression produite par une soufflerie à trompe d'eau est amené dans la chambre d'observation se bifurque à son extrémité et est connecté au moyen de tubes de caoutchouc à deux tubes en verre coudés, passant par-dessus le rebord de la cuve d'observations et débouchant en ajutage effilé à 2 ou 3 mm. au-dessous de l'ouverture inférieure, légèrement évasée, de tubes coudés deux fois à angle droit et attachés au cadre d'ébonite.

Les bulles d'air arrivant lentement forment dans les tubes, deux fois courbés, des chaînes d'air et d'eau qui montent et mélangent ainsi toute la masse liquide

(1) Ce cadre d'ébonite est fait d'une pièce en U sans soudures ou vis en métal; il a été traité pendant douze heures environ dans un bain de soude caustique, puis par de l'eau bouillante.

et la distribuent d'un point à l'autre dans la cuve. L'excès d'air apporté sous la cloche s'échappe par une encoche *ad hoc* dans le couvercle. Ce dispositif assure un excellent équilibre de température entre le thermostat et la cuve d'observation. Il aère de plus l'eau de mer y contenue et l'homogénise en composition.

Dans les expériences où des liquides autres que l'eau de mer ont été employés, le serpentin destiné à amener ces liquides à la température du thermostat était connecté avec le serpentin à eau de mer de telle façon que l'on pouvait à volonté envoyer dans la chambre d'observation l'un ou l'autre liquide par le simple jeu d'un robinet à trois voies. Un dispositif à niveau constant maintient une pression hydraulique fixe dans cette même chambre et sert en même temps à l'évacuation de l'excédent de liquide.

L'organisme placé dans sa cuve est observé au moyen d'un microscope grossissant douze fois, le centre du champ étant pointé sur le ventricule. Le temps requis pour 20 battements consécutifs est mesuré au moyen d'un chronographe au 1/10 de seconde.

L'ensemble du thermostat est placé sur une tablette solidement ancrée dans le mur, le support du moteur servant à agiter l'eau du thermostat étant isolé de celui-ci et de la table, pour éviter toutes vibrations (fig. 2, *a*). Dans cette note, seuls seront considérés les battements du cœur (et plus spécialement ceux du ventricule) de l'Anomie active, c'est-à-dire ayant les valves ouvertes. Comme il sera dit plus loin, l'Anomie ouverte, avec les bords filiformes du manteau bien étalés, a une fréquence cardiaque bien uniforme et nettement supérieure à la fréquence plus ou moins erratique que l'on trouve chez l'animal ayant fermé ses valves. Souvent chez ce dernier de longues périodes s'écoulent sans que l'on puisse observer une seule contraction. Quand on trouve chez l'animal à coquille fermée une période de régularité relative, on constate que ce rythme est de 2,8 à 8 fois plus lent que celui de l'animal actif.

DEUXIEME PARTIE. — OBSERVATIONS

Le cycle cardiaque.

A première vue, la phase la plus notable est la systole du ventricule, pour la rapidité avec laquelle elle s'effectue. Au contraire, la diastole du ventricule est plus lente; le rapport des durées de diastole à systole atteint chez certains individus une valeur de 2.3, déterminée par enregistrement graphique d'observations visuelles. En général, ce rapport est voisin de 1.8. Les contractions et expansions d'oreillettes sont beaucoup moins apparentes de par la position anatomique de ces organes et par leurs dimensions. Le microscope étant muni d'un oculaire double dit de démonstration, avec l'aide d'un observateur il a été possible de noter sur la même feuille d'enregistrement les mouvements séparés d'une oreillette et du ventricule.

Chacun des observateurs notait, au moyen d'un contact électrique et d'un stylet à électro-aimant, le moment du début et de la fin de chaque phase. Les enregistrements se font sur kymographe à long papier, à marche rapide (12.5 mm.

par seconde); le temps est noté au moyen d'un marqueur de Jacquet au 1/5 de seconde.

Cette façon de procéder est évidemment un pis-aller, mais vu la difficulté de l'enregistrement direct par le cœur, il a rendu d'excellents services. Les deux observateurs ont déterminé leur temps de réaction pour une même excitation et les mesures ont été corrigées pour cette erreur. Il résulte de l'observation d'un grand nombre de battements complets dans deux cœurs à basse température (13.6° et 14.3°) qu'il existe une pause d'environ 0.43 seconde ($\pm$0.09 sec.) entre les contractions du ventricule et des oreillettes. Cette pause auriculo-ventriculaire peut être plus courte chez certains individus.

En déterminant, au moyen de tracés à la chambre claire, les limites atteintes par les systoles et diastoles des oreillettes et du ventricule, il a été possible d'établir que la somme des volumes des oreillettes en diastole est équivalente au volume du ventricule (plus ou moins 12 %) ce qui est bien dans les limites d'erreurs d'observations.

De temps à autre on constate que sans cause apparente, à la fin d'une systole auriculaire, celle-ci se maintient, alors que le ventricule se contracte selon le rythme normal. En général, 1, 2 ou 3 contractions des oreillettes peuvent ainsi être omises. En même temps on observe que souvent la dernière diastole ventriculaire est exceptionnellement petite et suivie alors de la reprise du rythme normal des oreillettes et que la diastole ventriculaire suivante est particulièrement large. Puis, tout rentre dans la normale. Apparemment l'amplitude de la contraction est le caractère affecté, la fréquence restant inchangée dans l'organe qui travaille.

Le phénomène inverse de l'arrêt systolique ventriculaire, alors que les oreillettes sont en opération, n'a jamais été observé. Peut-on en conclure que le nœud déterminant la contracture est placé dans le ventricule? Peut-être faut-il voir le même effet dans l'expérience suivante faite sur le cœur isolé, battant dans une petite coupe d'eau de mer neutralisée (comme il sera indiqué plus loin). Un courant tétanisant d'intensité (très faible) variable, par ajustement du secondaire, est appliqué à l'extrémité du ventricule au moyen d'électrodes de platine. Pour une intensité donnée on note en général une contraction des oreillettes et du ventricule. En diminuant l'intensité du courant on peut trouver parfois un courant qui détermine une contraction du ventricule sans contraction apparente des oreillettes. Peut-on voir en cela une suppression de la conduction auriculo-ventriculaire ou une différence de seuil excitatoire?

Par stimulation du ganglion viscéral on n'observe jamais d'autre réaction qu'un arrêt systolique des deux parties, sans différenciation apparente.

Le rythme cardiaque du cœur « in situ ».

L'une des choses les plus frappantes à l'observation d'une Anomie complètement thermo-adaptée est l'extrême régularité avec laquelle le muscle cardiaque se contracte pendant plusieurs minutes d'affilée. Soudainement, sans cause exté-

rieure apparente, le cœur cesse de battre, le cœur étant en systole. La pause est variable en longueur de 1 à 25 fois la durée d'un cycle cardiaque. Il est à remarquer que la reprise du rythme normal se fait presque toujours au moment précis où la diastole aurait pris place si nulle pause n'était venue interrompre la cadence normale. Ceci peut être établi, soit par enregistrement graphique avec compteur de temps, soit au moyen du métronome. A la température de 20°, par exemple, cette reprise peut-être hors de phase avec le rythme antérieur à la pause de $\pm$ 0.15 sec., la fréquence étant pour l'individu observé de 51 battements par minute et les pauses étant survenues selon le schéma suivant pendant la courte période d'observation ici représentée. La différence de phase est donc insignifiante.

Rythme normal	Pause	3 m. 28 s. (208 s.)	Pause	1 m. 5 s.	Pause	7 m. 43. s. (463 s.)
4 m. 20 s. (260 s.)	13 s.		20 s.	(65 s.)	5.9 s.	
	11 batt.		17 batt.		5 batt.	
	omis.		omis.		omis.	

Une analyse détaillée des pauses cardiaques chez deux individus observés pendant 18 périodes de 15 minutes, pendant lesquelles toutes les contractions étaient enregistrées graphiquement, ne nous a permis de découvrir, soit par inspection des graphiques obtenus, soit par application de la méthode des périodogrammes de Schuster, aucune période ou récurrence de période propre à caractériser cette curieuse fréquence cardiaque.

Il faut cependant noter que le rythme dépeint dans le schéma ci-dessus n'est pas le type le plus fréquent : dans la majorité des individus les périodes de battements sont souvent plus longues, ce qui permet des groupes d'observations plus étendus.

Pour ces observations, le temps nécessaire pour 20 battements est déterminé au moyen d'un chronographe au 1/10 de seconde. La variation trouvée est indiquée dans le tableau n° I.

TABLEAU I

$t° = 20.4$	52.2 batt. /60 sec.	51.3	$M = 51.74$
	51.7	52.0	$\sigma_M = 0.33$
	51.3	52.2	
	51.5	51.7	σ_M en % de M = 0.64 %
	52.0	51.5	

En d'autres termes, la variation individuelle des observations est inférieure à 1 %. Souvent aussi la première diastole après une pause est anormalement grande, le ventricule atteignant un volume de 1.75, le volume de la diastole normale du même ventricule étant à 1.0. La durée de cette diastole atypique est néan-

moins normale. En passant, signalons que le ventricule en systole a un volume de 0.34 (fig. 1, *c*). Cette diastole, que nous venons de qualifier d'atypique, peut nous donner une autre indication. Souvent, après un changement rapide de température et avant même que le cœur soit à nouveau en équilibre thermique avec le milieu extérieur, on voit apparaître pendant un temps très court un rythme régulier mais décidément différent de celui que l'on vient d'observer et de celui que l'on observera après thermo-adaptation complète. Ce rythme passager se remarque surtout vers 15°-16°, vers 19°-20° et vers 22°-23°. Tout se passe comme si l'un des agents contrôlant l'activité rythmique cédait le pas à un autre, à caractère différent et fugace; une sorte d'état métastable où certains facteurs latents peuvent apparaître de façon temporaire.

Ce même rythme temporaire se remarque occasionnellement quand l'animal vient de contracter les muscles contracteurs des valves après excitation par un choc. Il arrive que le cœur s'arrête au moment où la contraction musculaire vient de se faire. Après l'arrêt, le rythme normal est remplacé parfois par un autre à cadence différente, mais qui ne dure que pendant quelques cycles complets, pour être remplacé aussi soudainement par le rythme normal.

Si l'on compare deux ou plusieurs individus soumis à des conditions identiques, on constate que la fréquence cardiaque n'est pas la même pour tous les individus. On peut dire qu'en règle générale les larges spécimens ont un rythme cardiaque plus rapide que les spécimens de petite taille, quoique cette règle souffre bien des exceptions. Il n'est pas rare de trouver des Anomies ayant une fréquence de 80 battements par minute à 25°, et exceptionnellement un individu bien développé (22 mm.) a montré une cadence de 105-108 battements par minute à 29.6°.

Le fait que la fréquence est déterminée en partie par la température et que cette relation sera étudiée plus loin me dispense de donner ici un tableau des fréquences habituelles.

Jusqu'à présent toutes les observations précédentes ont été faites sur des exemplaires immobiles d'Anomie, c'est-à-dire ayant les deux valves bien séparées et le bord du manteau étalé vers l'extérieur de la coquille. Si l'on essaie d'enlever opérativement la valve plane de l'animal, on constate que rapidement l'animal se rétracte, ce qui rend l'opération difficile; il est cependant possible d'y arriver après anesthésie par addition à l'eau de mer de quelques gouttes d'une solution saturée de chlorétone, ce qui permet de glisser dans la coquille entr'ouverte une aiguille plate à dissection, au moyen de laquelle les bases des muscles valvaires sont détachées de la valve plane et le byssus de la plaque-support. L'animal détaché de son support est alors transféré dans l'eau de mer, afin d'éliminer l'anesthésique. Au bout de trois à six heures, l'animal étale à nouveau le manteau de la valve bombée et toutes les activités ordinaires (mouvements du cœur, du pied et du caecum) reparaissent normales. Des organismes bien opérés peuvent être conservés au laboratoire pour plus de huit jours, et dans deux cas, des individus opérés, après remise en cage, et gardés à leur emplacement habi-

tuel, étaient toujours en vie et se comportaient naturellement trois semaines après l'opération. A ce moment la fréquence cardiaque était identique à celle observée avant l'opération.

Dans nombre de cas après l'opération d'ablation de la valve plane la fréquence normale pour l'individu se rétablit rapidement, se maintient constante pendant six à douze heures, puis lentement décline (sans jamais reprendre sa valeur normale), le tout apparemment dû à des lésions; ce déclin est irréversible et conduit finalement à la mort de l'animal.

Le rythme cardiaque du cœur isolé.

Après enlèvement de la valve plane il est aisé d'isoler le cœur, au moyen de ciseaux à iridectomie. Il est préférable de détacher le cœur au-dessus des oreillettes et de le manipuler au moyen des troncs sanguins plutôt que par le ventricule. Souvent un stimulus mécanique appliqué au ventricule détermine une contraction violente qui persiste pour un temps plus ou moins long.

Si la dissection du cœur s'est faite dans l'eau de mer, on note une cessation immédiate des battements, le cœur étant en systole; au contraire, une dissection faite dans de l'eau de mer neutralisée par HCl (1.5 ml. de HCl 0.1M. par 100 ml. d'eau de mer) permet au cœur de reprendre ses battements au bout de 1 à 2 minutes. La fréquence est notablement moindre qu'avant l'isolation; elle peut être réduite jusqu'à une valeur de 50 % du rythme initial (1).

Si l'eau de mer est amenée à un pH de 6.0 ou 5.0, le cœur s'arrête en diastole, et seul un retour rapide à une solution neutre permet au cœur arrêté de reprendre ses contractions. Un séjour de 5 à 10 minutes dans l'eau de mer acidifiée détermine un arrêt irréversible, comme si cette solution avait enlevé par extraction du cœur une (ou des) substance(s) conditionnant la contraction.

Il est à noter que le blocage par solution alcaline (telle que l'eau de mer naturelle) ne présente pas ce caractère d'irréversibilité au même degré : exceptionnellement, un cœur ayant séjourné 60 minutes dans l'eau de mer est encore capable de se remettre à battre, quoique faiblement, quand on le transfère en milieu neutre. Cet effet du pH est analogue à celui observé par Mines (1912) sur le cœur isolé de *Pecten* (2).

L'effet du pH est à noter également quand on fait barbotter dans l'eau de la

---

(1) Ce ralentissement notable du rythme cardiaque est une des raisons pour lesquelles autant que possible ce travail s'est fait sur l'organisme intact et en milieu contrôlé.

Il explique aussi les chiffres souvent faibles donnés par les auteurs (cf., par ex., Clark, 1927) pour les fréquences cardiaques de Mollusques. Il justifie pleinement la doctrine de « l'animal comme un tout » (Loeb).

(2) Il est intéressant de noter l'analogie de comportement des cœurs isolés de *Pecten* et d'*Anomia*, d'une part, et de *Mytilus*, *Ostrea*, *Anodonta* et *Helix*, d'autre part.

Pecten et *Anomia* se comportent de façon identique; *Ostrea* et *Mytillus* sont très difficiles à manipuler et donnent des résultats très discordants; *Anodonta* se comporte

cuvette à observation un mélange gazeux composé de 5 parties de CO_2 et 95 parties d'air.

Au bout de quelques minutes on note le ralentissement graduel et l'arrêt des battements. Le pH de la solution est alors voisin de 6.6. Le passage d'un courant d'oxygène dans l'eau, au contraire, augmente notablement la puissance des battements du cœur, alors que la fréquence peut doubler. En général, un cœur aéré à l'oxygène se fatigue plus vite qu'en solution aérée à l'air. Des traces (0.05-0.1 %) de dextrose ajoutées à ce moment compensent partiellement cette fatigue.

Les observations sur le cœur isolé d'*Anomia* furent faites à la température du laboratoire (22°), de deux façons : le cœur disséqué est placé dans un grand verre de montre couvert (Syracuse watchglass), contenant environ 10 ml. de solution, ou bien est suspendu à un crochet de verre en forme de L, la petite branche du crochet à extrémité capillaire (0.3 mm ±) étant enfoncée dans l'un des gros troncs cardiaques. Une baguette de verre à extrémité étirée et formant ressort sert à maintenir le cœur en place. Les deux baguettes de verre sont maintenues ensemble et supportées au moyen d'élastiques de caoutchouc par la tige d'un thermomètre dont la masse de mercure est voisine du cœur suspendu. La solution expérimentale est amenée dans un tube à perfusion de 15 ml. de capacité placé dans la chambre d'observation remplie d'eau et suspendue dans le thermostat. Le tube à perfusion est connecté aux serpentins de verre, comme il est décrit dans la technique générale. Dans la majorité des cas, 50 à 80 ml. de liquide sont perfusés par heure (fig. 2, *b*).

Divers essais d'enregistrement graphique des contractions du cœur perfusé ont été tentés sans grand succès; un seul mode opératoire a donné des résultats satisfaisants; d'autres essais seront tentés suivant cette même approche. Ces difficultés sont dues aux faibles dimensions du cœur, qui rendent également très difficiles les expériences de perfusion complète. La plus grande partie des observations qualitatives, entre autres celles concernant l'action des ions simples, expériences analogues à celles de Mines (1912) et de Hogben (1925), ont été faites par la seconde méthode.

Comme l'ont fait les auteurs cités, les solutions perfusantes ont été préparées par mélange de solutions mères à 0.5 M. La solution fondamentale est composée, comme celle de Hogben, de

Na Cl	100 p. ou 0.394 M.
$Ca\,Cl_2$	2 p. ou 0.008 M.
$MgCl_2$	20 p. ou 0.078 M.
K Cl	5 p. ou 0.016 M.

Comme chez *Pecten*, chacun des éléments est indispensable au maintien du rythme cardiaque normal. Le fait d'enlever l'un de ces quatre ions (Na-Ca-Mg-K)

---

de façon différente aux autres Lamellibranches, de par sa vie d'eau douce, et le cœur d'*Helix* est voisin de celui des Arthropodes (*Limulus* entre autres).

Notons aussi que l'on a là un argument rapprochant *Anomia* de *Pecten* et l'éloignant d'*Ostrea*, en dépit de son caractère ostréiforme.

conduit toujours au même résultat : arrêt du cœur. Le type d'arrêt (systolique ou diastolique) et les stades préliminaires à l'arrêt sont les caractères différentiels.

Effet du Ca.

Si la quantité de Ca est réduite à 0 p., l'arrêt du cœur en diastole s'effectue au bout de 15 à 25 battements, chacun de ceux-ci diminuant rapidement d'amplitude.

Si l'on réduit la quantité de Ca à 0.2 p., on constate une diminution de l'amplitude des contractions, qui décroissent de plus en plus en fonction de la durée de contact du cœur avec la solution.

Si l'on porte la quantité de Ca à 20 p. ou plus, on peut noter comme réaction caractéristique une contraction systolique prononcée qui se maintient pendant toute la durée du contact avec la solution et dont le cœur ne sort qu'après plusieurs minutes de perfusion par la solution normale. Cette persistance de la contraction après retour au liquide de perfusion normal est bien différente du retour rapide au rythme normal que l'on trouve dans les cas où la concentration du calcium a été réduite jusqu'à 0.

L'excès de Ca semble déterminer une sorte de coagulation de tout le système contractile beaucoup moins réversible que la diffusion du Ca vers le milieu extérieur que l'on observe dans les cas de déficience de calcium. Tout ceci, bien entendu, quand les autres ions restent en concentration constante.

Effet du Mg.

Quand on supprime le Mg totalement, on note, au moment où le nouveau liquide de perfusion atteint le cœur, un petit nombre de contractions d'une fréquence plus grande que la fréquence normale, suivi très rapidement (au bout de 6 à 10 contractions) d'un arrêt total en systole. Si la quantité de Mg est réduite à 10 p., on découvre en général une augmentation de la fréquence cardiaque, Cet effet de concentration est facilement réversible.

Effet du K.

La suppression totale du K détermine chez le cœur d'*Anomia* un arrêt en systole. Ceci correspond également à ce que Hogben (1925) a noté pour *Pecten* et est en contradiction avec les observations de Mines (1912) sur le même organisme. L'excès de K (20 p.) conduit de même à un arrêt en systole. Aucun effet de concentration similaire à celui décrit par C. Heymans (1924) pour *Aplysia* n'a été trouvé.

L'effet des différents ions est résumé dans le tableau II.

TABLEAU II

ION	0.0 p.	0.2 p.	2 p.	5 p.	10 p.	20 p.	30 p.
Ca	Arrêt en diastole.	Diminution. amplitude.	N.	—	—	Arrêt en systole.	Arrêt en systole.
Mg	Arrêt en systole.	—	—	—	Augmentat. fréquence.	N.	Arrêt en diastole.
K	Arrêt en systole.	—	—	N.	—	Arrêt en systole.	—

En d'autres termes, le cœur d'*Anomia* ressemble au cœur de vertébré en ce que toute augmentation de concentration de Mg réduit la fréquence cardiaque et que la diminution de concentration augmente la fréquence. De plus, *Anomia* diffère d'*Hélix* par l'arrêt du cœur d'*Hélix* en systole quand la concentration de Ca tombe à 0. Le cœur d'*Hélix* est donc voisin dans son comportement du cœur à fibres striées des Crustacés et celui d'*Anomia* est plus voisin du cœur à fibres lisses de *Pecten* et du cœur de la Grenouille.

D'un autre côté, le comportement du cœur d'*Anomia* en présence et en l'absence de K le rapproche du muscle à fibre lisse et l'éloigne du cœur de vertébré. Enfin, quand on compare le comportement du cœur d'*Anomia* à celui d'*Aplysia* étudié par C. Heymans (1924), on est frappé par la complète dissemblance entre les deux cœurs.

En résumé, le cœur d'*Anomia* réagit aux changements ioniques d'une manière plus voisine de celle du muscle lisse de vertrébré que de celle du muscle cardiaque de vertébré.

Effet du dextrose.

Si le cœur isolé d'*Anomia* est rincé trois ou quatre fois, après être excisé, dans de l'eau de mer filtrée sur filtre dur et neutralisée au moment de l'emploi, on constate que la fréquence cardiaque reste constante (si l'opération a été faite sans endommager le cœur) pendant quelques heures (deux à quatre heures), après lesquelles une chute rapide de la fréquence démontre le caractère « moribond » de la préparation.

Si la préparation après rinçage est placée dans cette même eau de mer filtrée et neutralisée, mais à laquelle on vient d'ajouter (à froid) extemporanément 0.1-0.2 % de dextrose et que l'on renouvelle le liquide servant à la perfusion environ toutes les demi-heures (nouvelles solutions extemporanées de dextrose), on con-

state que la fréquence, virtuellement normale, peut être maintenue pendant huit et même dix heures (un seul cas). Quelquefois l'amplitude de contraction est légèrement plus grande; parfois aussi la fréquence est légèrement augmentée. Le cœur (ou les résidus sanguins laissés dans le cœur) est donc capable de métaboliser le dextrose de la solution faite à froid dans l'eau de mer neutre. Peut-être est-ce la forme γ instable du dextrose qui réagit et supplée le cœur de substances propres à maintenir son activité pendant des temps prolongés. Après cinq heures de perfusion au moyen d'eau de mer dextrosée, on peut substituer l'eau de mer neutralisée comme liquide perfusant. On constate alors que le rythme, qui s'était maintenu constant, décroît souvent endéans l'heure à une valeur inférieure à 25 % du rythme initial. Tout ce passe comme si le dextrose, capable de servir de substratum pour le métabolisme, augmentait en même temps la perméabilité du cœur, qui replacé dans le liquide perfusant normal laisserait alors s'échapper des substances déterminant fréquence et amplitude cardiaques. Peut-être s'effectue-t-il une réaction entre l'oxygène et le γ dextrose en présence des tissus agissant comme catalyseurs et comme enzymes.

Au moyen de la technique de dosage des sucres réducteurs de Willstätter et Schudel, il a été possible de constater l'utilisation du dextrose par les tissus du cœur. Des expériences ultérieures seront reportées en d'autres lieux.

Action des substances pharmacodynamiques.

Les divers auteurs qui se sont occupés de la physiologie du cœur des Mollusques ont essayé de déterminer le lieu et le mode d'action des substances pharmacodynamiques employées communément. Virtuellement, chaque organisme étudié se comporte selon ses propres « règles » et bien peu d'homogénéité existe entre les différents résultats. Il nous suffira de renvoyer le lecteur aux travaux de Carlson (1909 et 1922), Evans (1912-1913), C. Heymans (1924), Hogben et Hobson (1924), Koch (1917), Straub (1903) et Ten Cate (1923), — et la liste est loin d'être complète, — pour s'apercevoir des différences notables que présentent les cœurs de Mollusques dans leurs réactions vis-à-vis de ces substances. Il ne sera pas tenté de discuter ici les diverses vues entretenues à propos des modes d'action des drogues (cf. Cushny, 1934); tout au plus sera-t-il rendu compte rapidement de quelques expériences sur le cœur d'*Anomia*.

Atropine.

Des solutions de sulfate d'atropine faites dans l'eau de mer neutralisée aux concentrations de 0.05 %, 0.1 % et 0.2 % ont été employées. L'effet visible de l'atropine ne s'obtient que pour les concentrations supérieures : une sorte de contraction générale des tissus qui résulte vraisemblablement de l'action de la drogue sur le muscle même et non au siège habituel d'action : la jonction myoneurale.

A la plus faible concentration la drogue est cependant active sur un animal dont la valve plane a été enlevée : après deux ou trois minutes de perfusion, sans

contraction visible des tissus, le passage d'un courant tétanisant de faible intensité (1.4 volt au primaire; position « 14 cm. » sur un Harvard Apparatus Company Inductorium) est définitivement bloqué quand les électrodes de platine sont appliquées au ganglion viscéral. Un courant un peu plus fort (« 12 cm. » de la même bobine d'induction) produit néanmoins une contraction systolique, montrant ainsi le passage au delà du blocage dû à l'atropine. Cet arrêt systolique peut durer plusieurs secondes. L'effet de l'atropine n'est cependant pas absolument constant; divers cœurs semblent réagir différemment et la concentration propre à amener le blocage n'est pas constante. Certains cœurs ne montrent apparemment aucun blocage. Notons, en passant, que toute excitation électrique appliquée au ganglion viscéral, avant ou après atropinisation, détermine exclusivement une inhibition du cœur; aucun effet d'accélération ou d'augmentation n'a été observé.

Pilocarpine.

Des solutions de chlorhydrate de pilocarpine à 0.01 % et 0.02 % dans l'eau de mer déterminent un arrêt systolique. Une solution plus faible à 0.003 % a déterminé chez deux cœurs une diminution de la fréquence et de l'amplitude cardiaques. L'action était réversible plusieurs fois. Aucune compensation par l'atropine n'a été observée.

Nicotine.

Une solution de tartrate de nicotine dans l'eau de mer à 0.002 % employée en perfusion accélère sensiblement la fréquence cardiaque. A la concentration de 0.005 %, la nicotine détermine au bout de quelques contractions un arrêt diastolique qui peut durer, comme chez l'Anodonte (Ten Cate, 1923), de 1 à 5 minutes, après lesquelles le cœur résume son rythme de contractions.

A la concentration de 0.01 %, l'arrêt diastolique est virtuellement instantané et aucune reprise spontanée d'activité n'a été observée.

Si l'on applique directement, au moyen d'une fine pipette, ces mêmes solutions de nicotine sur un cœur exposé mais non détaché, dans l'animal *in vivo* on constate que pour amener les réactions observées dans le cœur perfusé, des concentrations plus élevées que celles des liquides de perfusion sont nécessaires.

Ainsi, la solution au 0.005 % détermine dans une telle préparation l'accélération que nous obtenions à une concentration 2.5 fois plus faible en perfusion; la solution au 0.002 % ne détermine dans les conditions présentes aucune réaction.

De semblables différences ont été notées aussi avec la strychnine.

Strychnine.

Une solution de sulfate de strychnine à 0.1 % dans l'eau de mer ne provoque aucune variation en fréquence ou en amplitude de contractions, excepté chez deux individus, où une réduction des deux facteurs a été notée. Peut-être, comme

d'autres observateurs l'ont constaté, le tonus a-t-il changé. Seul l'enregistrement graphique aurait pu nous le démontrer; malheureusement, les expériences présentes ont été faites avant d'avoir pu obtenir un bon enregistrement, et depuis elles n'ont pu être tentées.

Caféine.

Des solutions au 0.005 % et 0.01 % ont été employées sans effets bien marqués; seule une légère augmentation d'amplitude de courte durée peut être notée. De toute apparence le contact du cœur avec la solution semble déterminer une oxydation (probablement) de la substance active, car le liquide employé pour une perfusion a très peu d'action sur un autre cœur. Ceci est analogue à ce que l'on observe avec l'adrénaline.

Adrénaline (Epinéphrine).

La solution d'adrénaline au 0.001 % détermine une forte contraction au moment où le liquide de perfusion entre en contact avec le cœur, suivie rapidement d'une augmentation notable dans la fréquence et dans l'amplitude des contractions. La solution à 0.003 % détermine une très forte contraction de durée variable, suivie de l'effet accélérateur caractéristique. La pause en contracture peut durer jusqu'à deux minutes. L'effet de l'adrénaline persiste pendant un temps plus ou moins long, dépendant en partie de la quantité d'air barbottant dans la solution d'adrénaline. Si l'air (ou l'oxygène) barbotte activement, on note assez rapidement l'apparition de la coloration rose que présente la solution en partie oxydée. Cette coloration rose s'intensifie avec le temps. Dans une telle solution, l'accélération du rythme cardiaque peut durer de 10 à 20 minutes. Si, au contraire, aucun courant d'air n'est passé dans la solution pour l'aérer, l'effet de l'adrénaline est bien plus persistant et l'accélération est encore observable 60 et même 80 minutes après le début de la réaction. A ce moment, la fréquence est encore légèrement plus grande que la normale (5 à 10 %), mais l'amplitude est redevenue normale. Il n'est pas douteux que cette diminution d'action est due à une destruction de l'adrénaline par oxydation, catalysée par la présence des tissus cardiaques ou des produits du métabolisme du cœur. Que l'on se trouve en présence d'une oxydation est évident du fait que toute partie aliquote de la même solution, gardée à l'abri de l'air (oxygène) dans les conditions expérimentales, donne, même après trois heures, qualitativement et quantitativement, la réaction typique de l'adrénaline non oxydée. Si l'on emploie, d'autre part, une solution ayant été en contact pour un temps plus ou moins long avec un cœur vivant (ayant perfusé pendant trois heures, par exemple), pour perfuser un autre cœur dont on a déterminé au préalable les caractéristiques du rythme normal, on constate qualitativement l'effet typique de l'adrénaline, mais quantitativement l'effet est bien réduit.

Si l'on substitue à cette dernière solution une autre de même concentration, gardée pendant le même laps de temps (trois heures) sans contact avec un cœur

vivant, on constate que cette solution détermine des réactions bien plus marquées que la solution du même âge, mais employée au préalable.

En d'autres termes, au contact des tissus vivants l'oxydation de l'adrénaline est fortement accélérée et le produit d'oxydation est inactif (ou très faiblement actif). Le tissu cardiaque d'*Anomia* (de même que celui de la Grenouille) agit comme catalyseur. Le tissu branchial, au contraire, a une action extrêmement réduite.

De cet examen rapide de l'action des substances pharmacodynamiques nous pouvons conclure provisoirement que seul l'appareil inhibitoire du cœur semble exister, le cœur montrant essentiellement des réactions que l'on est habitué à associer aux manifestations de muscles lisses. Il est assez remarquable que le cœur excisé se comporte dans la plupart des cas comme le cœur *in situ*, ce qui semble indiquer que dans les essais tentés les substances employées ont manifesté leur effet par action directe sur le cœur ou les filets nerveux l'innervant plutôt que par action indirecte par l'intermédiaire des ganglions périphéraux ou viscéraux.

L'effet des substances pharmacodynamiques est résumé dans le tableau III.

TABLEAU III

CONCENTRATION	ATROPINE	POLICARPINE	NICOTINE	STRYCHNINE	CAFÉINE	ÉPINÉPHRINE (ADRÉNALINE)
0.001 %	—	—	—	—	—	Augmentation amplitude et fréquence.
0.002 %	—	—	Augmentation fréquence.	—	—	—
0.003 %	—	Diminue amplitude et fréquence (2 cœurs).	—	—	—	Forte contraction suivie d'augmentation, d'amplitude et de fréquence.
0.005 %	—	—	Arrêt temporaire en diastole (1 à 5 min).	—	Légère augmentation d'amplitude de courte durée.	—
0.01 %	—	Arrêt systolique.	Arrêt diastolique instantané.	—	Légère augmentation d'amplitude.	—
0.02 %	—	Arrêt systolique.	—	—	—	—
0.05 %	Effet décelé par «blocage».	—	—	—	—	—
0.1 %	Contraction générale.	—	—	Effet tonique? Réduction amplitude et fréquence (2 cœurs).	—	—
0.2 %	Contraction générale.	—	—	—	—	—

TROISIEME PARTIE. — LA RELATION FREQUENCE CARDIAQUE-TEMPERATURE CHEZ « ANOMIA »

Les observations précédentes ont été faites à la température du laboratoire ($22° \pm 2°$), en ayant soin de maintenir dans chaque cas la température du thermostat constante, quelle que fût la température d'observation. Ceci était nécessaire, vu la profonde action que toute variation de température a sur le rythme cardiaque.

Cet effet déterminatif de la température sur la fréquence et aussi, dans certains cas, sur l'amplitude des contractions, a été noté depuis très longtemps par les divers auteurs qui ont étudié le cœur de Mollusque.

Yung (1881), travaillant sur Mya, a publié la première série de données (à ma connaissance) qui permet de déterminer la relation existant entre la fréquence cardiaque et la température chez un Lamellibranche. Depuis, parmi les nombreux travaux sur la physiologie du cœur des Mollusques, Willem et Minne (1898) et Koch (1917) seuls ont été intéressés dans cette même relation chez les Lamellibranches, le matériel étant *Anodonta cellensis* dans le premier cas, *A. cygnea* dans le second. La rareté des travaux sur ce groupe de Mollusques tient probablement aux difficultés expérimentales rencontrées.

A mon point de vue, le grand mérite des travaux cités tient à ce que ces auteurs ont cherché à préserver l'intégrité de l'animal : Willem et Minne se servant essentiellement des variations de pression intracardiaque au cours du cycle musculaire, Koch se basant surtout sur l'observation directe du cœur à travers une fenêtre pratiquée dans la coquille, le cœur étant *in situ* et non isolé.

L'importance de cette intégrité est indiquée, entre autres, par la remarque de Carlson (1906), qui donne comme chiffre le plus probable du nombre de battements du cœur de *Mytilus*, 10 à 15 par minute, chez l'organisme « le moins endommagé ». Elle est notable également dans les valeurs communément acceptées comme « typiques » de la fréquence cardiaque des Mollusques (cf., par ex., Clark, 1927), fréquence en général basse et sûrement diminuée, comme j'ai pu m'en rendre compte, du fait de la dissection des muscles rétracteurs ou des lésions infligées au manteau et au péricarde. J'ai pu dissoudre en partie la coquille dans la région immédiatement sus-jacente au cœur chez de jeunes exemplaires de *Pecten* (par traitements répétés et ménagés avec HCl) et rendre ainsi les mouvements du cœur dans son péricarde perceptibles à travers la coquille amincie. A la température ordinaire (autour de 22°) la fréquence habituellement trouvée est de 25; une heure après enlèvement de la valve plate, les mêmes cœurs battant régulièrement, et de toute apparence remis du choc opératoire, avaient une cadence de 18 à 22 par minute. Cette dernière cadence est aussi celle indiquée par Clark (1927, p. 17). Le tout indique un changement permanent dans le rythme physiologique. Ces conditions montrent donc l'avantage d'avoir à sa disposition un organisme transparent et facilement observable de par sa fixation sur un

support transparent lui aussi. De plus, sa vie aquatique accélère l'établissement de l'équilibre de température avec le milieu ambiant.

Il n'est pas nécessaire non plus d'insister ici sur l'importance que présente, au point de vue physiologique, l'établissement de la relation « fréquence à tem-

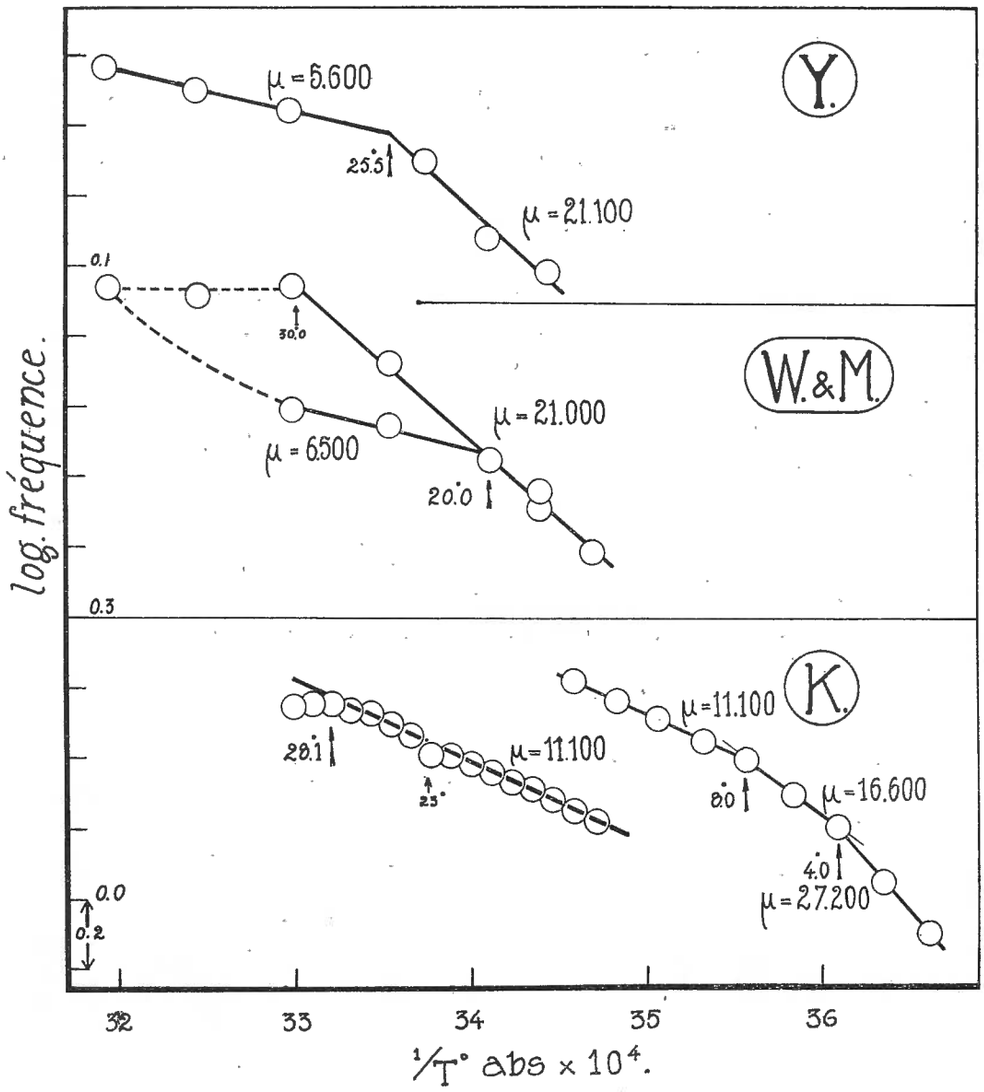


FIG. 3. — Les données de YUNG (*Y.*), WILLEM et MINNE (*W.* et *M.*) et KOCH (*K.*) représentées selon la technique de calcul du μ. Les flèches marquent les températures critiques.

pérature ». Cette relation est en effet un outil qui permet de suivre certaines réactions constituant le fondement du mécanisme cardiaque.

Depuis longtemps il a été en usage de déterminer pour cette relation le « coefficient de température » (Q_{10}), c'est-à-dire le rapport des vitesses de réaction

(ici fréquence) à deux températures différant de 10°. Il a été indiqué dans d'autres publications (Navez, 1928, 1931) l'usage qui peut être fait de cette constante et l'avantage qu'il y a à lui substituer l'équation de Van 't Hoff-Arrhénius reliant température et vitesse de réaction par la formule

$$k_2 = k_1 e^{\frac{\mu}{2}\left(\frac{1}{T_1}-\frac{1}{T_2}\right)},$$

où k_1 et k_2 sont les constantes de vitesse de réaction aux températures (absolues) T_1 et T_2 et μ une constante dénommée par Crozier (1924) « caractéristique de température » ou « incrément thermique critique » (1) et ayant les dimensions de calories par moléculegramme de substance activée dans la réaction.

De l'étude d'un grand nombre de processus chimiques et physico-chimiques purs ou en biologie, il semble apparent que les valeurs obtenues pour μ ne se distribuent pas au hasard. Une courbe de fréquence des valeurs trouvées est multimodale avec des minimas très prononcés entre les maximas. (Crozier, 1926.)

Il semble également que chacune des valeurs de μ correspond à un groupe de réactions ayant essentiellement le même catalyseur. De là l'emploi de cette méthode pour la recherche de ces catalyseurs et pour leur détermination dans des processus complexes. Le calcul de μ est aisé : un choix approprié des axes de coordonnées le réduit à une simple opération à la règle à calcul. (Voir à ce propos les fig. 3 et suiv.) Un examen critique de la littérature a donné comme valeurs utilisables les chiffres publiés par Yung, Willem et Minne et Koch, représentés dans les graphiques (fig. 3).

Ces mêmes données traitées par la méthode décrite ci-dessus montrent un bon agrément avec l'équation d'Arrhénius, les valeurs de μ trouvées étant

5.600	> 25.5°	Y.	21.100	15° à 30°	W. et M.
(6.500)	> 20.0°	W. et M.	21.100	15° à 25.5	Y.
11.100	8° à 30°	K.	27.200	< 4°	K.
16.600	4° à 8°	K.			

Il faut remarquer que la valeur 6.500 mise entre parenthèses correspond aux observations de Willem et Minne obtenues par *chauffage* de la capsule au moyen d'une petite flamme et que, selon toute vraisemblance, les indications du thermomètre, placé dans l'eau de la capsule, donne la température de l'eau, mais non celle de l'animal. On sait en effet, depuis un temps relativement court, que l'adaptation thermique des organismes, manifestée par une nouvelle valeur *constante* du phénomène observé, après passage à une nouvelle température, est souvent lente. Dans l'expérience ici discutée il est très probable que le chauffage de la capsule se soit fait plus rapidement que son refroidissement, ce qui amène comme

(1) Le terme « caractéristique » a été choisi sans implication théorique, par analogie avec le terme « coefficient de température » donné au Q_{10}; le terme « incrément thermique critique » est dérivé des traitements théoriques donnés par W. C. Mc C. Lewis (1915) et J. Rice (1915) aux dérivations de R. Marcelin (1914 et 1915).

conséquence que les données obtenues « par refroidissement lent » sont supérieures aux autres en qualité. Il est frappant de voir combien, en dépit du manque de précautions spéciales, obligatoires si l'on veut obtenir de bons résultats, ces diverses observations sont concordantes.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les caractéristiques de température .

En appliquant la technique décrite au début de ce travail et en multipliant les observations sur de nombreux individus d'*Anomia,* les trois types de relations représentées par les graphiques des figures 4, 5 et 6 sont trouvés.

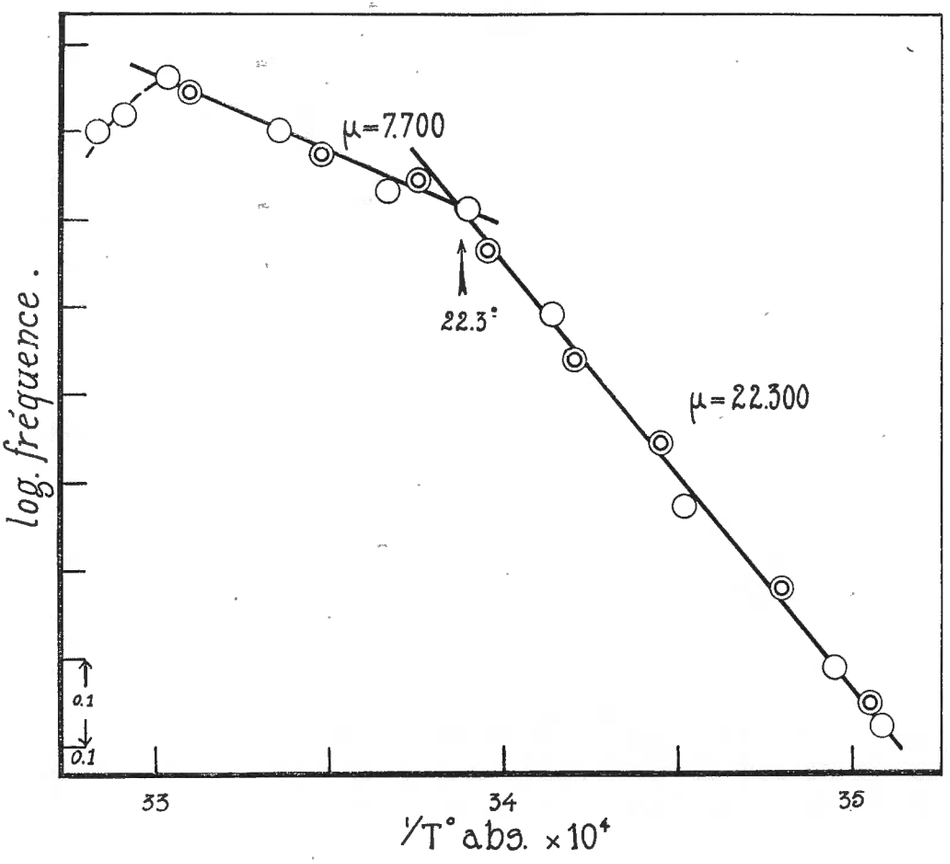


FIG. 4, 5 et 6. — Graphiques typiques résultant des observations personnelles. Les cercles simples correspondent aux observations de la série ascendante des températures ; les cercles doubles, à la série descendante.

Chacune des séries d'observation a été traitée individuellement sans déterminer de moyennes entre ces valeurs obtenues pour divers animaux. En fait, à chaque animal correspond un ou plusieurs graphiques obtenus à divers moments

pendant les périodes de travail. Dans la plupart des cas, les observations étaient réduites et calculées et les graphiques étaient construits pendant les périodes d'adaptation thermique. Ceci me permettait de fixer les températures à intervalles aussi petits que l'exigeait l'allure générale des graphiques. Les trois graphiques présentés sont considérés comme typiques d'une série de plus de 80 obtenus par l'examen d'une cinquantaine d'animaux à divers âges et moments.

Ils nous montrent la bonne correspondance existant entre les fréquences observées et l'équation de Van 't Hoff-Arrhénius. Les valeurs de μ caractérisant ce processus se groupent naturellement autour des quatre valeurs 7.700, 11.200, 16.300 et 22.800. Il est intéressant de retrouver ici la valeur 16.300, qui est associée avec un bon nombre de processus d'oxydation; 11.200, apparemment liée aux catalyses par les ions OH libres, et 7.700, associée en général à des processus tels que la diffusion ou des activités de surface.

Un examen de la littérature générale concernant l'activité cardiaque est intéressant à la lumière des quatre valeurs énumérées ci-dessus.

En comparant les valeurs obtenues pour *Anomia* avec celles trouvées par Yung, Willem et Minne, et Koch pour d'autres Lamellibranches, il est intéressant de voir la correspondance surprenante existant entre tous ces résultats, surtout si l'on tient compte du manque de raffinement dans la technique employée pour certains de ces travaux. De plus, si l'on renvoie le lecteur aux données critiques revues par Crozier (1926) et plus spécialement à son diagramme (fig. 2, *loc. cit.*), il sera évident que les valeurs obtenues par observations personnelles tombent bien dans les catégories modales dépeintes dans ce diagramme. Notons, par exemple, que la valeur 7.900 a été trouvée pour *Limax maximum* (décembre et janvier) et pour *Hélix* (juin).

11.500 $\pm$ pour *Limax* (janvier) *Phyllirrhoe*, embryons d'Arion, *Chromodoris*, *Pterotrachaea* (hétéropode), *Rana* (contraction totale, temps de latence dans la contraction du sinus et du ventricule, période réfractaire, etc.), *Hélix* (en janvier), etc.

16.200 $\pm$ pour le cœur de Grenouille perfusé, pour *Limax* (en mars), *Hélix* (en février et mars), *Tiedemannia* (ptéropode), *Limax* (avec dextrose), etc.

23.500 $\pm$ pour le cœur de la couleuvre, etc.

On pourrait du reste multiplier encore les exemples. Le tout est de constater que quel que soit, semble-t-il, l'organisme étudié, les mêmes valeurs reparaissent indiquant probablement une communauté de réactions chimiques déterminant la contraction dans les groupes très différents du phylum animal.

Les températures critiques.

Un examen des mêmes graphiques révèle, d'autre part, que les valeurs indiquées de μ ne sont valables que dans certains intervalles de température délimités par les changements de pente dans les droites adaptées aux observations. Par exemple, $\mu = 22.300$ est trouvé (fig. 4) pour l'intervalle 10° à 22.5°. Au delà de 22.5°, une autre valeur de μ apparaît (7.700), qui elle-même cesse au delà de

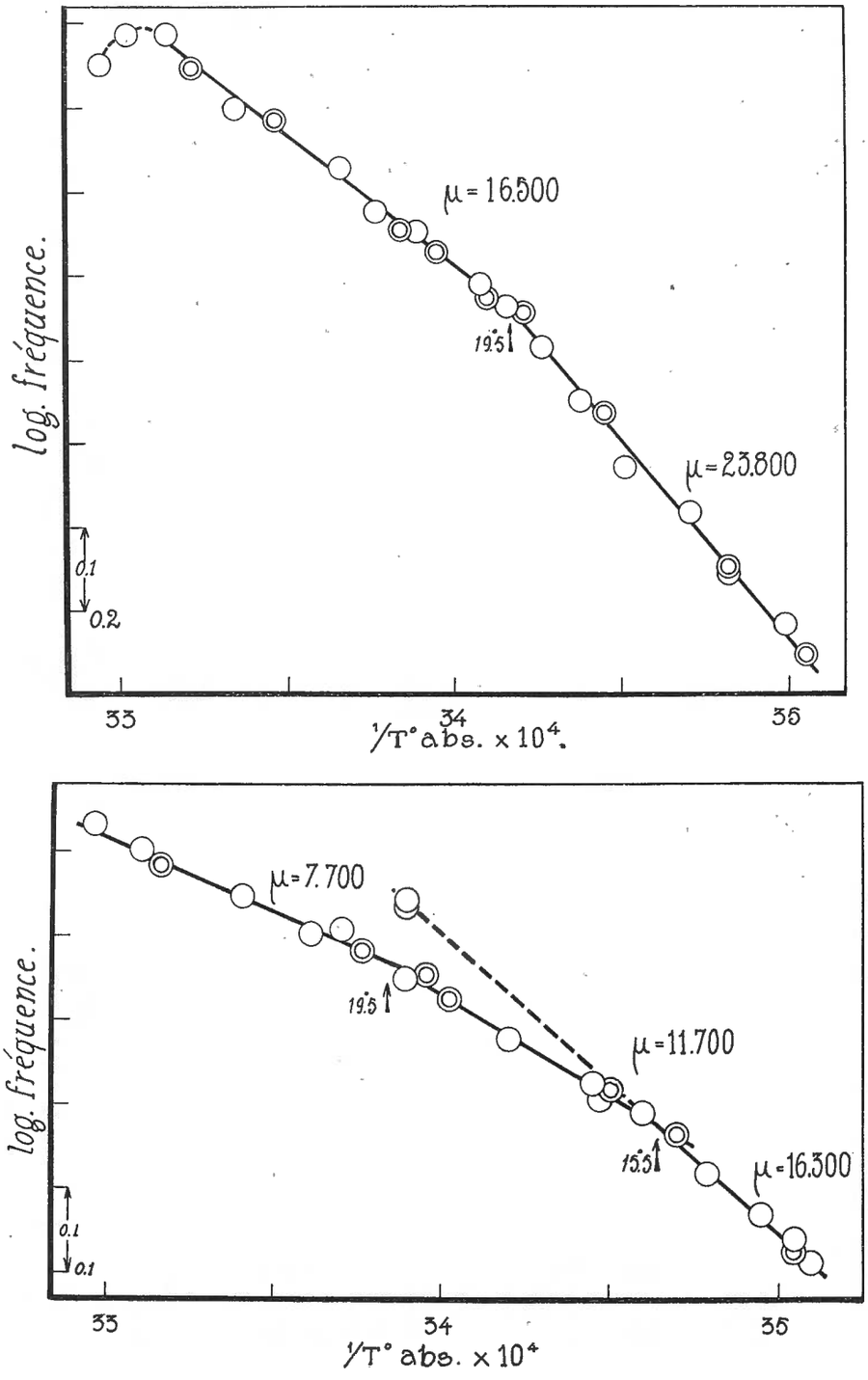


FIG. 5 et 6. — Voir figure 4.

30°. En d'autres termes, les valeurs de μ existent entre des limites de température en général bien nettes. Les températures où l'on passe d'une valeur de μ à une autre sont appelées ici températures critiques.

D'après les graphiques, ces températures sont 15°, 20°, 22.5°, et 30°, chacune de ces températures pouvant être à $\pm 0.5°$. Elles ne se présentent pas toutes dans chacun des graphiques, mais, à quelques rares exceptions près (4 sur 84), la même valeur de μ ne couvre pas toute l'étendue usitée de l'échelle thermométrique. Ces quatre cas exceptionnels avaient les valeurs 11.200 (1 cas), 16.300 (2 cas), 22.800 (1 cas) pour μ. Peut-être faudrait-il ajouter 10° à cette même série de températures critiques : souvent, quand le cœur de l'Anomie est amené au-dessous de 10° il cesse de battre pendant des temps très longs, puis vient une série de battements à fréquence régulière et telle que la valeur observée correspond à un point de la ligne déterminant le μ trouvé au-dessus de 10°. Puis vient une nouvelle pause, et ainsi de suite.

Les pauses observées à basses températures sont beaucoup plus longues (2 à 15 minutes) que celles observées au-dessus de 10° et décrites précédemment; plus la température est basse et plus les pauses s'allongent. Elles sont accompagnées presque toujours d'une fermeture des valves.

Il faut se rappeler que la fréquence cardiaque envisagée ici est celle trouvée dans l'animal au repos et ayant les valves ouvertes.

Ces températures critiques sont du reste évidentes chez bon nombre d'activités cardiaques. Notons, en passant, que les auteurs précédemment cités et qui se sont occupés de la fréquence cardiaque chez les Lamellibranches confirment dans les données publiées ces mêmes températures critiques.

Koch, par exemple, note la régularité du rythme dans l'intervalle 14°-23°, puis, à partir de 23°, un changement marqué dans l'accélération de ce rythme jusqu'à 30°, où des irrégularités deviennent apparentes. Notons que le point correspondant à la température de 23° est décidément bas, en analogie avec la variation statistique plus grande dans les observations faites à températures critiques. Knoll (1893) avait déjà trouvé à 30° une altération marquée du processus cardiaque indiqué par un changement dans le volume du ventricule. Dans l'intervalle 20° à 30°, il trouve une zone de températures où le même caractère explosif de la complétion de la diastole se manifeste de façon constante, différente du type de diastole dans les autres intervalles.

Rywosch (1905) observe au-dessus de 30° l'apparition d'irrégularités et d'arrêts diastoliques.

Notons, enfin, que plusieurs des diagrammes publiés par Crozier (1926) montrent encore l'existence de températures critiques aux points où les observations présentes les localisent.

Facteurs affectant la valeur de μ.

Le fait de rencontrer chez différents organismes des valeurs différentes pour μ soulève immédiatement le problème d'isoler les facteurs affectant cette caracté-

ristique de température. Il est important de se rappeler que ces valeurs diverses ont été obtenues dans des conditions expérimentales aussi semblables que possible, tous efforts étant faits pour éliminer ce qu'on pourrait dénommer variation accidentelle. Parmi les facteurs auxquels on songe en premier lieu se trouvent : âge, durée du séjour au laboratoire, conditions nutritives, traitements antérieurs à la période d'observation, peut-être les conditions de marée (très douteux), etc. Certains de ces agents pouvant affecter la fréquence et secondairement la valeur de μ sont virtuellement impossibles à analyser en détail : par exemple, les antécédents à la période d'observation. On peut supposer avec une probabilité raisonnable que les cages contenant les lames, placées toutes au même endroit (distantes au maximum d'un mètre les unes des autres), doivent être soumises aux mêmes conditions de nourriture, lumière, aération, température, etc. On peut évidemment objecter que les conditions du micro-milieu correspondant à chacun des animaux peuvent être très diverses en même temps; mais il est probable aussi que ces micro-milieux sont distribués au hasard et qu'ils changent au hasard aussi, avec ce résultat que les conditions diverses auront dû affecter uniformément toute la population.

Parmi les facteurs susceptibles d'un traitement analytique autre que spéculatif : âge, nutrition, séjour au laboratoire et échanges gazeux, sont les seuls aisément attaqués.

Age.

Au cours de ce travail, des animaux « âgés » de 8 à 75 jours, plus la courte durée larvaire libre, ont été employés. Les cages étant examinées tous les jours et la distribution des Anomies fixées étant connue par un protocole, il était possible de déterminer le moment de fixation avec une précision suffisante.

On constate à l'examen répété des mêmes individus que le rythme cardiaque semble décliner avec l'âge, rapidement d'abord, plus lentement ensuite, pour atteindre asymptotiquement une valeur virtuellement constante au bout de 25 à 35 jours après la fixation. De très jeunes exemplaires, « vieux » de 8 à 15 jours (c'est-à-dire fixés et observés depuis ce temps), ont souvent un rythme particulièrement rapide.

Le même individu observé à divers moments montre les fréquences suivantes à la température de 22.5° (tableau IV).

TABLEAU IV

8 jours.	66.1	batt/min.		$\mu = 16.320$
13 jours.	57.2	id.	id.	$\mu = 16.480$
23 jours.	45.6	id.	id.	$\mu = 16.400$
33 jours.	43.2	id.	id.	$\mu = 16.210$
40 jours.	40.2	id.	id.	$\mu = 16.460$
54 jours.	40.6	id.	id.	$\mu = 16.190$
71 jours.	40.0	id.	id.	$\mu = 16.510$

30°. En d'autres termes, les valeurs de μ existent entre des limites de température en général bien nettes. Les températures où l'on passe d'une valeur de μ à une autre sont appelées ici températures critiques.

D'après les graphiques, ces températures sont 15°, 20°, 22.5°, et 30°, chacune de ces températures pouvant être à $\pm 0.5°$. Elles ne se présentent pas toutes dans chacun des graphiques, mais, à quelques rares exceptions près (4 sur 84), la même valeur de μ ne couvre pas toute l'étendue usitée de l'échelle thermométrique. Ces quatre cas exceptionnels avaient les valeurs 11.200 (1 cas), 16.300 (2 cas), 22.800 (1 cas) pour μ. Peut-être faudrait-il ajouter 10° à cette même série de températures critiques : souvent, quand le cœur de l'Anomie est amené au-dessous de 10° il cesse de battre pendant des temps très longs, puis vient une série de battements à fréquence régulière et telle que la valeur observée correspond à un point de la ligne déterminant le μ trouvé au-dessus de 10°. Puis vient une nouvelle pause, et ainsi de suite.

Les pauses observées à basses températures sont beaucoup plus longues (2 à 15 minutes) que celles observées au-dessus de 10° et décrites précédemment; plus la température est basse et plus les pauses s'allongent. Elles sont accompagnées presque toujours d'une fermeture des valves.

Il faut se rappeler que la fréquence cardiaque envisagée ici est celle trouvée dans l'animal au repos et ayant les valves ouvertes.

Ces températures critiques sont du reste évidentes chez bon nombre d'activités cardiaques. Notons, en passant, que les auteurs précédemment cités et qui se sont occupés de la fréquence cardiaque chez les Lamellibranches confirment dans les données publiées ces mêmes températures critiques.

Koch, par exemple, note la régularité du rythme dans l'intervalle 14°-23°, puis, à partir de 23°, un changement marqué dans l'accélération de ce rythme jusqu'à 30°, où des irrégularités deviennent apparentes. Notons que le point correspondant à la température de 23° est décidément bas, en analogie avec la variation statistique plus grande dans les observations faites à températures critiques. Knoll (1893) avait déjà trouvé à 30° une altération marquée du processus cardiaque indiqué par un changement dans le volume du ventricule. Dans l'intervalle 20° à 30°, il trouve une zone de températures où le même caractère explosif de la complétion de la diastole se manifeste de façon constante, différente du type de diastole dans les autres intervalles.

Rywosch (1905) observe au-dessus de 30° l'apparition d'irrégularités et d'arrêts diastoliques.

Notons, enfin, que plusieurs des diagrammes publiés par Crozier (1926) montrent encore l'existence de températures critiques aux points où les observations présentes les localisent.

Facteurs affectant la valeur de μ.

Le fait de rencontrer chez différents organismes des valeurs différentes pour μ soulève immédiatement le problème d'isoler les facteurs affectant cette caracté-

ristique de température. Il est important de se rappeler que ces valeurs diverses ont été obtenues dans des conditions expérimentales aussi semblables que possible, tous efforts étant faits pour éliminer ce qu'on pourrait dénommer variation accidentelle. Parmi les facteurs auxquels on songe en premier lieu se trouvent : âge, durée du séjour au laboratoire, conditions nutritives, traitements antérieurs à la période d'observation, peut-être les conditions de marée (très douteux), etc. Certains de ces agents pouvant affecter la fréquence et secondairement la valeur de μ sont virtuellement impossibles à analyser en détail : par exemple, les antécédents à la période d'observation. On peut supposer avec une probabilité raisonnable que les cages contenant les lames, placées toutes au même endroit (distantes au maximum d'un mètre les unes des autres), doivent être soumises aux mêmes conditions de nourriture, lumière, aération, température, etc. On peut évidemment objecter que les conditions du micro-milieu correspondant à chacun des animaux peuvent être très diverses en même temps; mais il est probable aussi que ces micro-milieux sont distribués au hasard et qu'ils changent au hasard aussi, avec ce résultat que les conditions diverses auront dû affecter uniformément toute la population.

Parmi les facteurs susceptibles d'un traitement analytique autre que spéculatif : âge, nutrition, séjour au laboratoire et échanges gazeux, sont les seuls aisément attaqués.

Age.

Au cours de ce travail, des animaux « âgés » de 8 à 75 jours, plus la courte durée larvaire libre, ont été employés. Les cages étant examinées tous les jours et la distribution des Anomies fixées étant connue par un protocole, il était possible de déterminer le moment de fixation avec une précision suffisante.

On constate à l'examen répété des mêmes individus que le rythme cardiaque semble décliner avec l'âge, rapidement d'abord, plus lentement ensuite, pour atteindre asymptotiquement une valeur virtuellement constante au bout de 25 à 35 jours après la fixation. De très jeunes exemplaires, « vieux » de 8 à 15 jours (c'est-à-dire fixés et observés depuis ce temps), ont souvent un rythme particulièrement rapide.

Le même individu observé à divers moments montre les fréquences suivantes à la température de 22.5° (tableau IV).

TABLEAU IV

8 jours.	66.1	batt/min.		$\mu = 16.320$
13 jours.	57.2	id.	id.	$\mu = 16.480$
23 jours.	45.6	id.	id.	$\mu = 16.400$
33 jours.	43.2	id.	id.	$\mu = 16.210$
40 jours.	40.2	id.	id.	$\mu = 16.460$
54 jours.	40.6	id.	id.	$\mu = 16.190$
71 jours.	40.0	id.	id.	$\mu = 16.510$

Néanmoins, malgré cette variation apparente de la fréquence, il est à remarquer que la valeur de μ ne change pas de façon significative. Pour le groupe de sept séries d'observations, la moyenne des μ est de 16.370 ± 97. Les déviations de la moyenne sont donc sans importance, car aucune n'atteint un ordre de grandeur de deux fois l'erreur probable. En d'autres termes, la différence existant entre la fréquence cardiaque à âge et température déterminés et la fréquence « asymptotique » (1) à cette même température représente pour l'âge considéré un pourcentage constant de la fréquence asymptotique, pourcentage qui reste constant dans toute la zone des températures considérées.

Quant à la température critique déterminée par l'intersection de deux droites dans les graphiques, elle est pour les sept séries 19.7°, les variations extrêmes étant $+0.7°$ et $-0.3°$.

Deux individus observés à diverses reprises et ayant fourni les $\mu = 11.200$ (n° 1) et 16.300 (n° 2) ont modifié leur rythme normal spontanément.

Le n° 1, observé au 30e jour, donne $16.200 \pm$; au 40e jour, même valeur. Le n° 2, examiné aux 46e, 54e et 71e jours, a fourni à chacun de ces examens une fréquence correspondant à $23.100 \pm$.

Il est évident qu'on ne peut attribuer avec certitude ce changement à l'âge. Tout au plus peut-on fixer le moment de la modification en terme de « jours ».

En résumé, par l'examen de ce cas et d'autres étudiés, mais non rapportés ici, nous devons conclure que l'âge n'est pas le facteur déterminant les changements de μ.

Nutrition et séjour au laboratoire.

Pour autant que je sache, aucune donnée quantitative n'a été publiée concernant la nutrition d'*Anomia*. Tout au plus peut-on juger par analogie avec ce qui est connu pour des formes voisines telles que *Pecten* et *Ostrea*.

Je n'ai pu établir aucune expérience de grande envergure sur la nutrition d'*Anomia*, attendu que c'est la question « croissance » plutôt que « nutrition » qui m'a amené à considérer ce point de vue.

D'un autre côté, un cas remarquable de modification d'activité par nutrition chez un Mollusque a été signalé par Crozier et Libby (1925) : *Limax maximus* passe d'un état de phototropisme négatif à une indifférence photique quand on introduit dans le tube digestif de l'animal une petite quantité d'une solution de dextrose. La disparition de la réaction phototropique est temporaire : au bout de 48 heures, l'animal réagit de nouveau comme avant l'ingestion. De plus, Crozier et Stier (1926) ont étudié le comportement thermique du cœur de ces mêmes animaux avant et après ingestion de dextrose; ils ont noté un changement abrupt dans la valeur de la caractéristique de température, la faisant passer de

(1) Nous désignons ici par « fréquence asymtotique » celle atteinte au point le plus bas de la courbe unissant fréquence cardiaque et âge.

11.500 à 16.200-16.500, valeur qui persiste pendant un jour ou plus, pour revenir au 4e jour à 11.200. En fait, sans préjuger de l'origine de la contraction cardiaque (myo- ou neurogénique) et sans intervention opérative, il leur fut possible d'altérer réversiblement le rythme du cœur.

L'organisme étudié ici a été soumis à des expériences analogues pour déterminer si ce changement était associé à la « personnalité » de *Limax* ou s'il était beaucoup plus important du point de vue théorique.: celui de changer l'un des processus physico-chimiques contrôlant le rythme cardiaque. En d'autres termes, sans intervenir chirurgicalement et sans modifier l'existence normale de l'organisme, est-il possible ici aussi de changer le rythme cardiaque par addition de dextrose. Si telle chose était faisable, on aurait là évidemment un moyen précieux pour détecter par l'intermédiaire de l'incrément thermique le type de l'une des réactions physico-chimiques impliquées dans la contraction cardiaque.

Sur des bases théoriques, élaborées en chimie pure, O. F. Rice (1923) avait déjà attiré l'attention sur le fait que des réactions chimiques apparemment d'un même type général par exemple catalysées par H^+ ou OH^-) donnent le même incrément thermique; ce qui conduit à penser que la valeur de l'incrément thermique doit être liée spécifiquement à la présence de ce catalyseur.

Réciproquement, on doit pouvoir — dans certaines limites — déterminer le type de catalyseur contrôlant une réaction par la grandeur de l'incrément thermique de cette réaction. Le même raisonnement doit pouvoir être appliqué au cas où l'on a affaire à une chaîne de réactions, car dans une telle chaîne, le processus le plus lent doit imprimer sa caractéristique à l'ensemble. L'incrément thermique nous donne donc une indication sur le facteur limite (limiting factor de Blackman). S'il est possible utlérieurement de le modifier, les résultats sont encore plus intéressants.

Les essais furent tentés dans la seconde quinzaine d'août avec des individus d'*Anomia* bien développés. Les solutions de dextrose dans l'eau de mer ont été faites à 0.99 % ou 0.05 M et 1.98 % ou 0.1 M. Des solutions plus concentrées ont été essayées jusqu'à 0.2 M; malheureusement, un effet osmotique entre en jeu : des solutions hypertoniques ayant une action dépressive, des solutions hypotoniques étant au contraire accélérantes. Pour éviter que la concentration de dextrose soit trop rapidement abaissée, il fut pris soin de présenter le sucre, sous forme d'un courant d'eau de mer dextrosée, dans la chambre d'observation (50 ml. par heure).

Les premiers essais ne donnèrent aucun résultat : nul changement dans la valeur des incréments notés (11.300 et 23.000).

Un nouvel essai avec trois individus gardés au laboratoire depuis une huitaine de jours dans un courant continu d'eau a été beaucoup plus indicatif. Deux individus donnaient des valeurs de $\mu = 11.200$ (n° 1) et 11.600 (n° 2), le troisième une valeur de 16.400 (n° 3).

Après deux heures de circulation d'eau de mer dextrosée, un examen rapide

a montré un rythme différent chez tous ces animaux. Les battements étaient vigoureux et rapides, quoique de fréquences différentes pour chacun d'eux.

Les valeurs de μ après « nutrition » au moyen de dextrose étaient de 16.200 (n° 1)-16.500 (n° 2)-16.280 (n° 3).

L'individu n° 1, examiné le lendemain, présente la même valeur de μ (16.200 +); l'individu n° 3, examiné le surlendemain, donne une valeur de 16.400. Les trois organismes ont été examinés ensemble cinq jours après la première détermination : les μ suivants sont trouvés : n° 1 11.400, n° 2 11.480, n° 3 16.300.

Il est intéressant de remarquer qu'aucune modification de l'insensibilité photique n'accompagne ce changement dans le rythme cardiaque (à l'instar de *Limax*).

Entre-temps, les deux individus d'*Anomia* qui avaient été soumis aux premiers essais sans résultats avaient été gardés au laboratoire selon la technique habituelle.

Examinés neuf jours après la première série d'observations, les μ trouvés maintenant sont de 11.400 et 16.140, indiquant par là que le fait de confiner les organismes dans un courant d'eau de mer filtrée [1] et distribuée par la canalisation du laboratoire a modifié notablement ces animaux, ainsi que le montre le changement de la fréquence cardiaque. Selon toute vraisemblance, le changement est dû, non à l'introduction de substances telles que métaux lourds, etc., mais bien à l'enlèvement de quelque chose, soit nourriture (microplancton) enlevée par le tamisage de l'eau, soit substance présente dans l'eau de mer normale essentielle à la nutrition. Quelle est cette substance? Rien ne permet d'en indiquer même vaguement la nature. Il est à noter néanmoins que l'addition de dextrose à l'eau de mer rétablit le μ de 23.100 qui avait été modifié. Ceci ne veut pas dire évidemment que la substance enlevée est du dextrose. Mais il est possible que l'élément enlevé est définitivement associé avec la nourriture de l'organisme. Il est à noter aussi que dans ce même ordre d'idées, trois individus, gardés au laboratoire pendant une dizaine de jours et donnant un $\mu = 11.300 \pm$, ont montré des valeurs de $16.200 \pm$ et $23.200 \pm$ après un retour de 48 heures dans l'eau de mer, dans les cages de garde à l'emplacement habituel.

Cette modification de la valeur de μ n'est cependant pas toujours trouvée chez des organismes gardés au laboratoire; certains d'entre eux, même après trois semaines de séjour dans le courant d'eau de mer distribuée dans le laboratoire,

---

[1] Les pompes à revêtement de plomb durci, puisant l'eau de mer pour la station, sont munies à leur entrée de filtres en feuilles de plomb percées d'ouvertures de 10 mm. de diamètre; ces filtres sont nettoyés chaque jour. L'eau est alors envoyée par une canalisation en plomb dans des réservoirs en béton paraffiné et distribuée par simple pression hydrostatique dans les divers laboratoires. Les réservoirs sont de capacité relativement faible, de façon à ne pas accumuler de l'eau pour un temps considérable. Pendant l'été l'eau est ainsi virtuellement de l'eau fraîchement pompée.

montrent la même fréquence que celle observée au moment de leur amenée au laboratoire. On peut donc conclure que dans certaines conditions, encore mal définies, la fréquence cardiaque normale fait place à une autre souvent plus réduite, donnant une valeur de μ différente, quand l'animal est gardé pour un temps plus ou moins long au laboratoire.

De plus, le retour au milieu habituel ou l'addition de faible quantités de dextrose à l'eau de mer peuvent rétablir rapidement la fréquence et le μ initiaux. Le fait que le passage d'une valeur de μ à une autre est toujours abrupt et sans valeurs intermédiaires fait penser que la fréquence observée après un séjour au laboratoire est déterminée par un autre agent contrôlant (catalyseur?), présent normalement, mais dont l'action est normalement masquée par la réaction dont le coefficient de vitesse détermine l'allure générale de la chaîne de réactions.

Echanges gazeux.

L'effet du CO_2 s'accumulant dans l'eau de mer a déjà été décrit. Il est essentiellement un effet d'acidité qui peut être reproduit au moyen de HCl.

L'aération par un courant d'oxygène pur a été décrite également : augmentation d'amplitude et de fréquence des battements. Le passage d'eau de mer saturée en air a peu d'effet spécial; tout au plus peut-on noter une augmentation d'amplitude et de fréquence analogue à l'effet de passage d'eau saturée en oxygène, mais à une échelle réduite.

Quand on se sert d'eau de mer désaérée au moyen de la trompe à vide, l'effet obtenu est d'abord décevant : pendant une à trois heures, le rythme cardiaque se maintient normal. Après ce temps on observe un ralentissement progressif des battements, l'extinction du rythme pouvant demander jusqu'à cinq à six heures de séjour dans une eau de mer sans oxygène (ou à tension d'oxygène extrêmement faible). Tout se passe comme si le cœur était capable de maintenir son rythme normal anaérobiquement aux dépens de substances contenues dans l'organisme (glycogène ?); puis, quand la quantité de réserve diminue ou que la vitesse de transformation tombe graduellement, le rythme diminue également. La relation de « fréquence » à « temps » n'est pas une simple hyperbole, mais présente au début une période de chute plus lente que ne le voudrait cette courbe.

Un cœur dont la fréquence a été abaissée de 30 % de sa fréquence initiale peut être ramené, au bout de 20 à 40 minutes, à cette fréquence initiale, par passage d'eau saturée en air ou par un courant d'oxygène barbottant dans l'eau de la cuve d'observation.

La fréquence étant variable avec la durée de séjour dans l'eau sans oxygène, il n'a pas été possible de déterminer la valeur de μ dans ces conditions.

Variation spontanée de la fréquence cardiaque.

En dehors des facteurs envisagés dans les sections précédentes, un autre type de variation de la fréquence a été observé plusieurs fois. Il est essentielle-

ment caractérisé par un changement spontané et soudain dans le rythme normal, sans qu'aucune cause apparente ne soit visible ou connue.

Les quatre graphiques de la figure 7 représentent les diverses variations observées dans ce changement spontané.

Il se dégage de ces graphiques que dans les divers cas observés la valeur de μ peut changer *soudainement*. Néanmoins, la nouvelle valeur est une des quatre

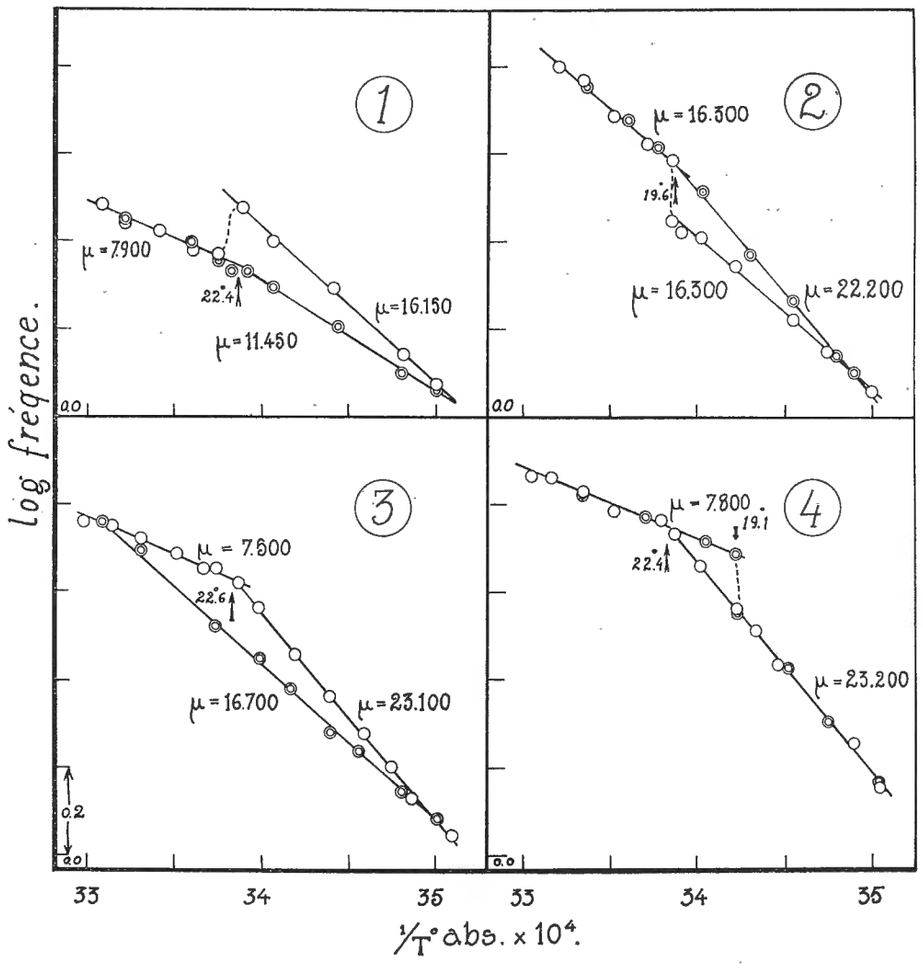


FIG. 7. — Graphiques 1, 2, 3 et 4 illustrant les changements spontanés de μ.

valeurs trouvées précédemment pour le rythme normal. Parfois, comme dans le graphique 2 de la figure 7, la variation peut se faire sans changement dans la valeur de μ; seule la valeur absolue de la fréquence varie (cf. les points obtenus dans la série des températures ascendantes). Dans d'autres cas, la fréquence (graphique 1, fig. 7) peut être soudainement diminuée.

Dans d'autres cas encore, une forme d'hystérésis semble exister (graphique 3, fig. 7). Après avoir soumis le cœur à la température la plus haute dans cette série d'observations (30.2°), on constate que la fréquence observée dans la série descendante de températures est décidément plus basse, sans présenter le changement observé à la température critique dans la série ascendante.

Enfin, dans le cas du graphique 4, fig. 7, on constate que la valeur de μ observée au-dessus de 22.4° dans la série ascendante des températures se maintient au retour, même à des températures inférieures à 22.4° (jusqu'à 19.1°), où une autre valeur de μ avait été obtenue dans la série ascendante. Puis, après qu'un nombre relativement large de pulsations avaient été comptées à cette température (19.1°), soudainement un nouveau rythme devint apparent. Ce rythme était tel que le point correspondant dans le graphique tombe sur la ligne des observations de la série ascendante des températures.

Ce changement s'est fait sans aucune irrégularité : d'un rythme donné le cœur a passé au nouveau rythme, sans que rien eût permis de prédire le changement.

En rapport avec ces variations spontanées de la valeur de μ, il est important de noter qu'elles se présentent toujours aux environs des températures désignées précédemment comme critiques.

Ce changement de μ à ces températures est spécialement intéressant par le fait que ces températures critiques sont considérées comme les points de passage d'une réaction dominante à une autre, dans le contrôle de la chaîne de processus. Si nous avons, par exemple, une série de réactions liées les unes aux autres selon le schéma $A \xrightarrow[k_1]{} B \xrightarrow[k_2]{} C$, où k_1 et k_2 sont les constantes de vitesse de réaction, la vitesse de l'ensemble de la chaîne de réactions sera évidemment conditionnée par la réaction ayant à la température considérée la vitesse la plus faible. Or, si ces réactions sont affectées différentiellement par un changement de température (c'est-à-dire si elles ont des μ de valeurs différentes), il est évident que si nous soumettons toute la chaîne de processus à une autre température, nous pouvons avoir transféré le contrôle de la chaîned'une réaction à une autre.

Que dans certains cas une réaction puisse continuer à être dominante, même en dehors de sa zone propre de température, est démontré par le graphique 4 de la figure 7. Mais il reste néanmoins établi que dans cette zone anormale de température cette dominante est instable et, pour une raison inconnue, elle peut céder le pas soudainement à la réaction ayant la caractéristique propre à cette zone. En fait, le changement est souvent étonnamment brusque et fait songer à la rupture d'un équilibre métastable.

D'autre part, le fait d'amener l'organisme à une température élevée ne peut pas toujours être rendu responsable pour ce changement de valeur de la caractéristique. En effet, si les graphiques 3 et 4 (fig. 7) font songer à cette possibilité, il faut remarquer aussi que dans les graphiques 1 et 2 (fig. 7) ces changements sont survenus avant d'avoir amené les organismes à haute température. On doit

donc conclure que ces changements spontanés de μ reflètent essentiellement des modifications réelles survenues dans les réactions déterminant la fréquence cardiaque; que ces modifications prennent place aux voisinages des températures critiques et qu'elles sont, selon toute apparence, dues au remplacement d'une réaction déterminante par une autre jusque-là masquée.

Il est à noter enfin que la variation statistique des observations est en général maximale à ces mêmes températures critiques, visant ainsi encore à cette instabilité dont il a été question précédemment.

Cette variation est susceptible d'un traitement détaillé (qui sera publié ailleurs), étant donnée la remarquable consistance des observations. Tout au plus doit-on signaler ici que la latitude de variation est, elle aussi, caractéristique pour la zone de température et que la distribution des points d'obervations aux températures critiques est hautement significative de leur existence et de leur signification.

CONCLUSIONS

Employant une méthode aisée de récolte d'un organisme transparent, *Anomia simplex*, et observant dans des conditions définies et contrôlées (première partie), il a été possible d'analyser en détail certains aspects du rythme cardiaque de ce Lamellibranche. La seconde partie s'occupe alors du processus cardiaque. Le cycle cardiaque, constitué par une contraction du puissant ventricule, suivie d'une contraction simultanée des deux oreillettes, les deux contractions étant séparées par une courte pause, est caractérisé par les éléments : fréquence et amplitude. En règle générale, à température constante ces deux éléments sont remarquablement constants chez l'organisme quiescent, à valves bien entr'ouvertes.

L'existence d'arrêts spontanés dans la suite des contractions est reconnue, sans avoir pu déceler de cause extérieure apparente.

Afin d'analyser certains aspects de la contraction, le cœur peut être isolé, en prenant soin de disséquer et de placer le muscle isolé, soit dans de l'eau de mer neutralisée, soit dans un milieu artificiel composé des chlorures de Na, K, Ca et Mg, et à réaction neutre également. Dans ces conditions, le muscle se contracte spontanément, mais avec une fréquence moindre que celle montrée par le cœur *in situ*. Les quatre sels sont nécessaires à l'entretien du rythme spontané régulier. L'omission d'un des quatre sels conduit toujours à un arrêt. L'effet individuel des ions est représenté en un tableau résumé (tableau II). Il montre qu'en général le cœur d'*Anomia* est intermédiaire dans ses réactions entre le muscle à fibre lisse et le muscle cardiaque du vertébré, ayant plus d'analogies néanmoins avec le muscle lisse. Le cœur isolé d'*Anomia* a une existence autonome doublée ou plus, si l'on ajoute du dextrose à l'eau de mer neutralisée. Selon toute apparence, le cœur isolé est capable de métaboliser le dextrose en solution extemporanée dans l'eau de mer neutralisée.

En rapport avec l'étude des réactions du cœur isolé aux substances pharmacodynamiques habituelles il n'a été possible de mettre en évidence qu'un seul système de fibres nerveuses cardiaques : inhibitrices. Les substances étudiées pour leur action pharmacodynamique sont l'atropine, la pilocarpine, la nicotine, la strychnine, la caféine et l'épinéphrine. Il est à noter que le tissu cardiaque détermine une oxydation caractéristique de l'épinéphrine et légèrement aussi de la caféine. Les effets de ces substances sont résumés en un tableau (tableau III). Apparemment, les lieux d'action de ces substances sont le muscle cardiaque et les filets nerveux l'innervant plutôt que les ganglions périphéraux ou viscéraux.

La troisième partie s'occupe de la relation « fréquence-température ». Après une revue sommaire de la littérature concernant cette relation chez les Lamellibranches, les observations personnelles sont traitées. Il ressort de ces observations que l'équation d'Arrhénius est suivie avec une très grande précision. Les valeurs de la caractéristique de température ou incrément thermique critique (μ) trouvées au cours de cette série de plus de 80 déterminations complètes (mettant en expérimentation une cinquantaine d'animaux à divers âges) sont 7.700, 11.200, 16.300 et 22.800. Une, deux ou trois valeurs peuvent être trouvées chez un même animal, dans différents intervalles de température, délimités par les « températures critiques », c'est-à-dire 10°, 15°, 20°, 22.5° et 30° $\pm$ 0.5°.

Parmi les facteurs affectant la valeur de μ, les conditions d'âge, de séjour au laboratoire, de nutrition et les échanges gazeux ont été étudiés. Apparemment, l'âge n'est pas un facteur déterminant un changement constant de la valeur de μ. Des individus gardés en observation plus de septante jours n'ont pas changé de valeur de μ. Deux individus ont modifié spontanément cette valeur, d'une façon permanente, sans que l'on puisse attribuer définitivement ce changement à l'âge.

Dans certaines conditions de « dénutrition », c'est-à-dire après avoir gardé les animaux au laboratoire pour une huitaine de jours au minimum, l'addition de dextrose à l'eau de mer (0.1 M) modifie les μ. Cet effet est réversible : il s'use avec le temps, mais autant qu'il a été donné de le voir, le changement est brusque : aucune valeur intermédiaire de μ n'est obtenue.

Cette modification de la valeur de μ après garde des animaux au laboratoire est, elle aussi, une de ces variations non prévisibles et dont la cause est obscure.

Les conditions d'échanges gazeux sont telles que le passage d'eau de mer saturée en oxygène ou en air augmente l'amplitude et la fréquence du rythme; l'oxygène surtout manifeste cet effet.

L'eau de mer privée d'oxygène ou d'air permet au rythme normal de se maintenir pendant une à trois heures, puis vient un ralentissement progressif des battements avec extinction du rythme après cinq ou six heures dans l'eau désaérée.

La dernière section de cette troisième partie s'occupe de la variation spontanée de la fréquence cardiaque, apparaissant dans des conditions apparemment constantes de milieu et sans excitants extérieurs.

Quatre types de variations sont décrits avec ou sans modification du μ.

Un cas « d'hystérésis » et un cas de persistance d'un rythme associé à une valeur de μ trouvé dans un intervalle différent de température sont dépeints. Aucune indication plausible concernant les origines de ces variations n'a été découverte.

Il ressort de tout ce qui précède que cet organisme est admirablement adapté à l'étude de la fonction cardiaque, dans des conditions définies et contrôlables. Il en ressort également que le muscle cardiaque de Lamellibranche occupe, par ses réactions, une situation intermédiaire entre le muscle lisse et le muscle cardiaque du vertébré, ayant des propriétés communes à chacune des deux catégories. Il offre de plus l'avantage de pouvoir être observé sans troubler l'intégrité de son fonctionnement, une condition souvent requise et susceptible d'être mise à profit dans l'étude d'autres aspects de la physiologie de ce même organisme.

REMERCIEMENTS

C'est avec la plus grande joie que l'auteur a résumé ici une longue série d'observations sur le rythme cardiaque d'*Anomia* et présente ce travail en hommage de profond respect à M. Paul Pelseneer.

L'auteur se souvient avec un vif plaisir des « marées » faites sous sa direction lors d'un séjour, déjà bien lointain, au Laboratoire de Wimereux (France), et lui est très vivement reconnaissant pour l'avoir guidé dans ses premiers contacts avec la faune des Mollusques marins.

Il désire exprimer également ses remercîments au Dr Robert T. Jackson, pour avoir attiré son attention sur la méthode de récolte des organismes expérimentaux.

Enfin, que le Profr M. H. Jacobs, Directeur du Marine Biological Laboratory à Woods Hole, Mass. U. S. A., veuille trouver ici l'expression de sa gratitude pour les nombreuses facilités de travail qu'il a bien voulu mettre à la disposition de l'auteur au cours des divers séjours au Laboratoire de Woods Hole.

Marine Biological Laboratory (Woods Hole, Mass. U. S. A.)

BIBLIOGRAPHIE

CARLSON, A. J. (*Am. J. Physiol.*, 16 : 47, 1906; *Erg. d. Physiol.*, 8 : 771, 1909; *J. Gen. Physiol.*, 4 : 559, 1922.)

CLARK, A. J., Comparative Physiology of the Heart, New York, 1927.

CROZIER, W. J. (*J. Gen. Physiol.*, 7 : 123, 1924; 9 : 531, 1926.)

CROZIER, W. J. et LIBBY, R. L. (*J. Gen. Physiol.*, 7 : 421, 1925.)

CROZIER, W. J. et STIER, T. J. B. (*J. Gen. Physiol.*, 9 : 547, 1926.)

CUSHNY, A. R., A Textbook of Pharmacology and Therapeutics, 10th. edit. (Revised by C. W. Edmunds and J. A. Gunn), Philadelphia, 1934.

EVANS, L. C. (*Zeits. f. Biol.*, 59 : 397, 1912-1913.)

FRÉDERICQ, L. (*Arch. Int. de Physiol.*, 14 : 126, 1914.)

HEYMANS, C. (*Arch. Int. de Pharmacol. et Thérap.*, 28 : 337, 1924.)

HOGBEN, L. T. (*Quart. J. Exp. Physiol.*, 15 : 263, 1925.)

HOGBEN, L. T. et HOBSON, A. D. (*Brit. J. Exper. Biol.*, 1 : 487, 1924.)

JACKSON, R. T. (*Science*, 11 : 230, 1888; *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, 4 : 277, 1890.)

KNOLL, P. (*Sitzungsb. Akad. Wiss. Wien, Math.-Natf. Kl.*, Abt. 3, 102 : 387, 1893.)

KOCH, W. (*Pflüger's Arch.*, 166 : 281, 1917.)

LACAZE-DUTHIERS, H. (*Ann. Sc. Nat.*, 4e série, 2 : 5, 1854.)

LEWIS, W. C. Mc C. (*Brit. Ass. Rep.*, 394, 1915.)

MARCELIN, R. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 158 : 116 et 407, 1914; *Ann. Phys.*, 3 : 120, 1915.)

MINES, G. R. (*J. Physiol.*, 43 : 467, 1912.)

NAVEZ, A. E. (*Bull. Cl. Sc. Acad. roy. Belg.*, 5e série, 14 : 211, 1928; *Protoplasma*, 12 : 86, 1931.)

RICE, J. (*Brit. Ass. Rep.*, 397, 1915.)

RICE, O. F. (*J. Am. Chem. Soc.*, 45 : 2808, 1923.)

RYWOSCH, D. (*Pflüger's Arch.*, 109 : 355, 1905.)

STRAUB, W. (*Pflüger's Arch.*, 98 : 235, 1903.)

TEN CATE, J. (*Arch. Néerl. Physiol.*, 8 : 43, 1923.)

WILLEM, V. et MINNE, A. (*Mém. de l'Acad. roy. de Belg.*, 57, 1898.)

YUNG, E. (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 9 : 421, 1881.)

SUR L'IMPORTANCE DES SQUALES FOSSILES DANS L'ETABLISSEMENT DES SYNCHRONISMES DE FORMATIONS A GRANDES DISTANCES ET SUR LA REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GEOGRAPHIQUE DE QUELQUES ESPECES TERTIAIRES

PAR

Maurice LERICHE (Bruxelles).

Les Lamnidés et les Carchariidés sont des Squales éminemment nectiques, qui fréquentent indifféremment la zone côtière et la haute mer, et dont l'aire de dispersion est presque toujours fort étendue.

Aux époques géologiques, leur aire de répartition fut souvent fort vaste, et quelques espèces tertiaires, comme *Oxyrhina hastalis* L. Agassiz et *Carcharodon megalodon* L. Agassiz, ont vécu dans toutes les mers, à l'exception peut-être des mers froides.

Les Squales fossiles ont, pour le géologue, une importance capitale, principalement en ce qui concerne l'ère tertiaire, car les grands groupes d'animaux pélagiques des époques antérieures ont disparu, et, mieux que les autres fossiles tertiaires, ils permettent d'établir des synchronismes entre des formations fort éloignées les unes des autres.

Pourtant, les géologues méconnurent longtemps leur intérêt, et la réputation de « mauvais fossiles » qu'ils leur firent survit encore dans quelques écrits récents.

Cette méconnaissance de la valeur stratigraphique des Squales fossiles a plusieurs causes. Elle est due, pour une part, à la complexité de la denture chez cette classe de Poissons et au fait que les dents des Squales fossiles étant presque toujours dispersées dans les couches, les espèces, établies sur des éléments insuffisants de la denture, n'ont pas été définies, à l'origine, d'une manière suffisamment précise. Elle est due, pour une autre part, à cet autre fait que les espèces les plus anciennement décrites — qui sont, en général, les plus communes — ont été fondées sur des dents dont la provenance est ou inconnue ou indiquée d'une manière vague ou même erronée.

La complexité de la denture des Squales et les erreurs commises dans l'établissement des espèces fossiles. — Nécessité, pour définir exactement les espèces fossiles, de reconstituer leur denture.

Les mâchoires des Squales sont garnies d'un grand nombre de dents, dont les caractères (forme générale et dimensions) varient suivant la mâchoire qui les porte, suivant la place qu'elles y occupent, suivant l'âge et parfois le sexe de l'individu.

Le squelette des Squales étant cartilagineux, les espèces fossiles ne sont guère connues que par leurs dents, que l'on trouve souvent en grand nombre, mais presque toujours disséminées dans les couches.

La plupart des espèces fossiles n'ont été établies que sur un petit nombre de dents, qui appartenaient soit à la mâchoire inférieure, soit à la mâchoire supérieure, et qui sont ou bien des dents antérieures, ou bien des dents latérales; de sorte que, dans bien des cas, les caractères spécifiques ont été confondus avec des caractères qui sont seulement en fonction de la situation qu'occupaient les dents sur les mâchoires. Des dents d'une même espèce, mais provenant de parties différentes des mâchoires, ont été ainsi décrites comme celles d'espèces distinctes, et, inversement, des dents d'espèces différentes, mais occupant, dans la denture, une position identique, ont été représentées comme celles d'une même espèce.

Un paléontologiste non averti trouvera fatalement des différences plus grandes entre des dents occupant des positions différentes sur les mâchoires d'une même espèce qu'entre des dents occupant une position semblable chez des espèces différentes.

Cette confusion des caractères a eu pour conséquence l'attribution d'une longévité extrême à des espèces artificiellement établies.

Parmi beaucoup d'exemples, je citerai celui de l'*Odontaspis macrota* L. Agassiz, qui est l'un des Requins les plus communs de l'époque éocène. L. Agassiz en a décrit les dents latérales de la mâchoire supérieure sous le nom d'« *Otodus macrotus* », puis les dents antérieures des deux mâchoires et les dents latérales antérieures de la mâchoire inférieure, sous celui, beaucoup plus connu des géologues, de « *Lamna elegans* ». Or, A. Rutot [1] a insisté sur la grande extension verticale de « *Lamna elegans* », qui, d'après lui, aurait apparu dans le Crétacé supérieur, pour ne s'éteindre qu'à la fin du Rupélien [2].

---

[1] A. Rutot, Note sur l'extension de *Lamna elegans*, Ag. à travers les terrains crétacé et tertiaire. (*Annales de la Société géologique de Belgique*, t. II, Mémoires, pp. 34-41; 1875.)

[2] En réunissant au « *Lamna elegans* » le « *Lamna contortidens* » d'Agassiz, — c'est-à-dire l'*Odontaspis acutissima*, lequel a vécu à partir de l'Oligocène jusque dans le Pliocène, — Le Hon faisait même durer l'*Odontaspis macrota* jusqu'à la fin des temps tertiaires. (Voir H. Le Hon, Préliminaires d'un mémoire sur les Poissons tertiaires de Belgique, p. 12. Bruxelles, 1871.)

En réalité, *Odontaspis macrota* n'est connu ni dans le Crétacé supérieur, ni dans le Rupélien. Les seuls exemplaires de cette espèce qui ont été rencontrés dans l'Oligocène proviennent de la base du Tongrien, où ils se trouvent très probablement à l'état remanié.

L'*Odontaspis macrota* est une espèce essentiellement éocène. Elle débute dans le Paléocène par une petite prémutation, l'« *Otodus striatus* » de Winkler.

La forme typique apparaît dans l'Yprésien, et sa taille augmente à mesure qu'on s'élève dans l'Éocène proprement dit.

Pour caractériser exactement les espèces fossiles, il est de toute nécessité d'en reconstituer la denture. Il est alors possible de dégager nettement les caractères spécifiques des caractères qui sont liés à la position des dents sur les mâchoires.

A la décharge des auteurs qui ont confondu tous ces caractères, il faut bien reconnaître que la description de la denture des Squales actuels a presque toujours été négligée par les zoologistes, et, dans les travaux les plus récents auxquels ces Squales ont donné lieu, la denture, qui offre pourtant des caractères spécifiques de premier ordre, n'est encore, le plus souvent, que fort imparfaitement décrite et figurée. De sorte que le paléontologiste n'a souvent d'autre recours que l'étude directe de la denture des Squales actuels. Cette étude de même que la reconstitution de la denture des Squales fossiles font apparaître, chez les individus d'une même espèce, des différences assez sensibles, qui sont dues à l'âge.

Chez les Lamnidés et les Carchariidés, ces différences apparaissent surtout dans la forme plus ou moins élancée des dents : celles des individus jeunes sont relativement plus sveltes que les dents correspondantes des individus âgés.

C'est encore par la reconstitution de la denture que l'on peut déterminer les limites de la variabilité de l'espèce et caractériser les races.

Le Néogène de la Californie renferme une Oxyrhine dont Agassiz a décrit les dents de la mâchoire supérieure et de la mâchoire inférieure respectivement sous les noms d'*Oxyrhina plana* et *O. tumula*. Prises isolément, ces dents ne diffèrent pas ou ne se distinguent guère des dents des mâchoires correspondantes de l'*O. hastalis* du Néogène d'Europe. Mais si l'on reconstitue la denture, on aperçoit quelques très légères différences entre l'Oxyrhine de la Californie et celle de l'Europe [1]. Chez la première, les dents de la mâchoire inférieure sont, en général, un peu plus trapues, et la couronne des dents latérales de la mâchoire supérieure est parfois un peu plus recourbée vers les coins de la gueule.

---

[1] Voir la reconstitution de la denture d'*Oxyrhina hastalis* dans M. LERICHE, Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), pp. 399-409, pl. XXXI, XXXII; 1926. (*Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, t. V. — Mém. n° 20.)

J'ai pu reconstituer la denture de l'Oxyrhine de la Californie, grâce à de nombreux matériaux qui me furent adressés par M. Charles Morrice, secrétaire d'une Compagnie pétrolifère à Oil City (Californie). Ces matériaux proviennent d'un gisement, Shark-tooth Hill, situé au Nord de la « Kern River », à quatre milles à l'Est d'Oil City.

Ces différences sont trop peu importantes pour leur donner une valeur spécifique, et l'« *Oxyrhina plana* » de la Californie, qui vivait à la même époque que l'*O. hastalis*, ne peut être considérée que comme une race de cette dernière espèce.

L'insuffisance des données sur le gisement des types des espèces les plus anciennement décrites. — Les types de Louis Agassiz.

Presque tous les Squales fossiles les plus communs ont été nommés par Louis Agassiz, il y a un siècle.

L'illustre fondateur de la Paléichthyologie avait visité les musées d'Europe, où il avait puisé les matériaux mis en œuvre dans son célèbre ouvrage (1).

Or, le fonds de ces musées était en grande partie constitué par des collections, — les cabinets d'histoire naturelle de la fin du XVIII[e] siècle et des collections d'amateurs, — à la formation desquelles avait souvent présidé la seule curiosité ou un simple caprice. De plus, à cette époque, la Stratigraphie n'était encore qu'ébauchée, et la plupart des collectionneurs n'attachaient qu'un intérêt secondaire à l'âge des gisements qui leur livraient des fossiles.

Il ne faut donc pas s'étonner si l'origine exacte de la plupart des types d'Agassiz est inconnue ou n'est indiquée que d'une manière fort vague. Et dans le cas où les descriptions d'Agassiz sont accompagnées de renseignements apparemment précis sur la provenance des types ou sur l'âge de la formation qui les a fournis, il ne faut pas non plus être surpris des erreurs que ces renseignements peuvent contenir.

Je ne multiplierai pas ici les exemples; on les trouvera dans les mémoires que j'ai consacrés aux Poissons tertiaires. Le seul exemple de l'« *Otodus apiculatus* » montrera jusqu'à quel point peut aller la confusion, tant au point de vue stratigraphique qu'au point de vue systématique.

Ce nom a été donné par Agassiz à un lot de dents qui est conservé dans les collections paléontologiques du Muséum d'Histoire naturelle, à Paris, et que j'ai eu l'occasion d'étudier (2). Deux de ces dents, que L. Agassiz regardait comme les types de l'espèce, sont des dents d'*Oxyrhina hastalis*; elles proviennent probablement du Miocène du département des Landes. Parmi les autres se trouvent des dents d'espèces éocènes [*Odontaspis macrota* Agassiz, *Lamna verticalis* Agassiz, *L. Vincenti* (Winkler) A.-Smith Woodward] qui furent recueillies dans le Bassin de Paris, notamment dans le « Calcaire grossier » (Lutétien) de Vétheuil (Seine-et-Oise). C'est cette dernière provenance qui est indiquée par Agassiz pour l' « *Otodus apiculatus* » (3). De sorte que, d'après les indications d'origine données

(1) L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, tomes I à V. Neuchâtel, 1833-1844. — Les Squales sont traités dans le tome III, qui est tout entier consacré aux « Placoïdes » (Poissons cartilagineux).

(2) Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), p. 407; 1926. (*Mém. Musée roy. Hist. natur. de Belgique.* — Mém. n° 32.)

(3) L. AGASSIZ, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, p. 388. Explication des planches, p. 21.

par Agassiz, on pourrait conclure que l'*Oxyrhina hastalis* apparaît dès l'Éocène, alors que cette espèce est, comme on le verra plus loin, exclusivement néogène.

L'aire de dispersion de quelques espèces tertiaires.

La reconstitution de la denture des Requins fossiles, tout en mettant en évidence le caractère artificiel d'un grand nombre d'espèces anciennement établies, donne aux espèces véritables des critères précis qui les font aisément reconnaître. Elle permet d'écarter, dans l'établissement des espèces, le facteur géographique, qui a parfois motivé, à lui seul, la création de noms spécifiques nouveaux.

On reconnaît ainsi qu'un certain nombre d'espèces, surtout parmi les Lamnidés, ont eu une aire de dispersion très grande.

Dans les cartes qui accompagnent le présent travail, j'ai essayé de déterminer, d'après les documents et les matériaux mis en œuvre jusqu'ici, l'aire de répartition de quelques-unes des espèces tertiaires les plus communes.

Cet essai est basé : 1° sur les synonymies établies pour ces espèces dans des mémoires déjà publiés (1) ou qui paraîtront prochainement (2); 2° sur quelques indications, non accompagnées de figures (3); 3° sur des matériaux dont l'étude est en cours.

ODONTASPIS MACROTA L. Agassiz (carte n° 1). — On a vu, plus haut, à la suite de quelles confusions cette espèce a pu être considérée comme ayant vécu à la fin du Crétacé et durant toute l'ère tertiaire. Elle est, en réalité, limitée à l'Éocène proprement dit (Yprésien à Bartonien inclusivement), mais elle fut précédée, pendant le Paléocène, par une prémutation (*O. striata* Winkler).

Les dents d'*O. macrota* qui ont été signalées dans des formations plus récentes que l'Éocène sont presque toujours roulées. Elles se trouvent dans ces formations à l'état remanié.

---

(1) M. LERICHE, Contribution à l'étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. Lille, 1906. (*Thèse de doctorat* et *Mémoires de la Société géologique du Nord*, t. V.)

— Les Poissons tertiaires de la Belgique (I. Les Poissons paléocènes, 1902. — II. Les Poissons éocènes, 1905. — III. Les Poissons oligocènes, 1910. — IV. Les Poissons néogènes, 1926). (*Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique.* — Mém. n^{os} 5, 11, 20, 32.)

— Les Poissons de la Molasse suisse; 1927. (*Mémoires de la Société paléontologique suisse*, vol. XLVI et XLVII.)

(2) Les Poissons des Faluns néogènes de l'Ouest de la France (Bretagne, Cotentin, Anjou, Touraine). (*Mémoires de la Société géologique de France.*)

— Les Poissons tertiaires de la Belgique (Supplément). (*Mém. Musée roy. Hist. natur. de Belgique.*)

(3) Ces indications sont données dans le texte explicatif des cartes; elles sont extraites des ouvrages dont on trouvera la liste plus loin, pp. 751-752.

Odontaspis cuspidata L. Agassiz (carte n° 2). — C'est sous deux noms distincts que cette espèce est décrite dans l'ouvrage d'Agassiz : « *Lamna cuspidata* », — qui est appliqué à des dents antérieures des deux mâchoires et à des dents latérales dc la mâchoire inférieure; « *Lamna denticulata* », — qui désigne des dents latérales de la mâchoire supérieure.

L'*Odontaspis cuspidata* est une espèce de grande taille qui a vécu durant l'Oligocène et le Miocène. Elle fut précédée dans l'Éocène proprement dit (de l'Yprésien au Bartonien inclusivement) par une prémutation de plus petite taille, le « *Lamna (Odontaspis) Hopei* » d'Agassiz.

Odontaspis acutissima L. Agassiz (carte n° 3). — Agassiz a d'abord décrit, sous le nom de « *Lamna (Odontaspis) acutissima* », les dents latérales de la mâchoire inférieure, puis, sous celui, plus connu, de « *Lamna (Odontaspis) contortidens* », les dents antérieures des deux mâchoires et les dents latérales de la mâchoire supérieure.

L'*Odontaspis acutissima* apparaît dans l'Oligocène, où sa taille est relativement petite. Il devient commun dans le Miocène inférieur et moyen, commence à se raréfier dans le Sahélien (Miocène supérieur) et disparaît dans le Pliocène, où il est bientôt remplacé par une mutation de plus grande taille, le « *Lamna (Odontaspis) vorax* de Le Hon.

Lamna cattica Philippi (carte n° 4). — Cette espèce, dont le type provient du Chattien (Oligocène supérieur), se rencontre surtout dans le Miocène.

Sa petite taille et l'état fragmentaire — dû à sa fragilité — sous lequel on la rencontre généralement font qu'elle passe souvent inaperçue.

On la connaît du Miocène de l'Europe centrale et occidentale. Elle a été recueillie dans le Patagonien (Miocène inférieur) de la Patagonie. Son aire de dispersion a dû être fort étendue.

Oxyrhina hastalis L. Agassiz (carte n° 5). — La synonymie de cette espèce, commune dans le Néogène, est extrêmement riche. Toute une série de noms ont été proposés pour désigner les dents des diverses parties des mâchoires et des dents qui ne diffèrent que par la taille ou par la provenance.

Pour faire connaître cette espèce, Agassiz lui-même n'a pas employé moins de huit noms : *Otodus apiculatus, O. recticonus, Oxyrhina hastalis, O. xiphodon, O. leptodon, O. crassa, O. trigonodon, O. plicatilis.*

Les erreurs évidentes que contiennent les renseignements donnés par Agassiz sur les niveaux stratigraphiques d'où proviendraient les types se rapportant à ces différents noms sont la cause principale des méprises des auteurs sur l'extension verticale d'*Oxyrhina hastalis*.

Le « Calcaire de Vétheuil », qui serait, d'après Agassiz, le gisement de l' « *Otodus apiculatus* », appartient à la formation du « Calcaire grossier » (Lutétien) du Bassin de Paris. On a vu, plus haut, que les types de l'« *O. apiculatus* » provien-

nent, selon toute vraisemblance, du Miocène des Landes. Il va sans dire qu'aucune dent d'*Oxyrhina hastalis* n'a été rencontrée dans les terrains tertiaires du Bassin de Paris depuis que les récoltes de fossiles sont faites d'une façon méthodique.

Les types de l'« *Oxyrhina xiphodon* » sont indiqués, dans l'ouvrage d'Agassiz, comme provenant du Gypse des environs de Paris. Or, la formation du Gypse du Bassin de Paris, qui est une formation laguno-lacustre datant de la fin de l'Éocène et du début de l'Oligocène, n'a livré jusqu'ici aucun reste de Sélacien.

Mais, avec raison, Agassiz cite, comme autres gisements de l'« *O. xiphodon* », les environs de Dax (Landes) et l'île de Malte, où le Miocène renferme, en effet, l'*O. hastalis*.

A propos des gîtes d'*O. hastalis*, *O. crassa*, *O. trigonodon*, Agassiz mentionne les dépôts tertiaires de la vallée du Rhin. Plusieurs auteurs ont cru que les formations auxquelles Agassiz faisait allusion sont les dépôts oligocènes du Bassin de Mayence. Non seulement *O. hastalis* n'a pas été retrouvé dans l'Oligocène du Bassin de Mayence, mais il ne fut jamais rencontré dans l'Oligocène des régions voisines (Belgique, Suisse, Bassin de Paris), qui a été particulièrement bien exploré.

Il y a des raisons de croire que, sous la désignation vague de « dépôts tertiaires de la vallée du Rhin », parfois employée par Agassiz, il faut entendre la molasse miocène de la région du Rhin, en amont de Bâle.

Oxyrhina retroflexa L. Agassiz (carte n° 6). — Cette espèce, qui est l'une des mieux caractérisées, a été souvent confondue avec l'*Oxyrhina hastalis*. Elle s'en distingue fort nettement (1).

C'est, comme *O. hastalis*, une espèce exclusivement néogène.

Elle est moins commune que l'*O. hastalis*. Ses gîtes, actuellement connus, sans être aussi nombreux que ceux de cette dernière espèce, sont très dispersés, de sorte que son aire d'expansion apparaît comme ayant été fort vaste.

Carcharodon megalodon L. Agassiz (carte n° 7). — Les dents de cette espèce géante figuraient dans presque tous les anciens cabinets d'histoire naturelle. Scilla (2) en avait représenté des spécimens provenant de l'île de Malte, et les collectionneurs de la fin du XVIII[e] siècle et du commencement du XIX[e] désignaient ces dents, quelle que fût leur origine, sous le nom de dents maltaises.

C'est aussi sous des noms multiples que cette espèce a été décrite. *Carcharodon rectidens*, *C. subauriculatus*, *C. productus* (3), *C. polygyrus*, *C. semiser-*

(1) Voir M. Leriche : Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), pp. 409-411; 1926. — Les Poissons de la Molasse suisse, p. 75; 1927.

(2) A. Scilla, De corporibus marinis lapidescentibus, pl. III, fig. 1, pl. V, fig. 2, pl. VI, fig. 1; 1747.

(3) Il y a sans doute une erreur dans la mention faite par Agassiz (Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, p. 253) de la présence de « *C. productus* » à Alzey (Bassin de

ratus, pour ne citer que les noms proposés par Agassiz, sont autant de synonymes de *C. megalodon*.

Comme *Oxyrhina hastalis*, *Carcharodon megalodon* est une espèce néogène, que l'on trouve, presque aussi communément que l'*O. hastalis*, dans le Néogène marin de presque toutes les régions du globe.

Elle apparaît dès l'Aquitanien. Sa taille, qui est relativement petite dans l'Aquitanien et le Burdigalien, croît progressivement à mesure qu'on s'élève dans le Miocène; elle devient fort grande dans le Miocène supérieur (Sahélien = Anversien) et dans le Pliocène.

Carcharodon megalodon vivait probablement encore à l'époque pléistocène. Les dragages exécutés au cours des expéditions du « Challenger » et de l'« Albatross » en ont ramené des dents provenant de l'argile rouge qui tapisse les grands fonds du Pacifique.

La carte de la répartition de *C. megalodon* (carte n° 7) — comme, d'ailleurs, celle indiquant la distribution d'*Oxyrhina hastalis* (carte n° 5) — montre, d'une manière frappante, les gîtes jalonnant l'ancienne Mésogée. Une solution de continuité — qui correspond à une lacune dans nos connaissances — se présente dans la région de l'Iran. On doit s'attendre à trouver dans le Miocène marin de cette région *Carcharodon megalodon*, *Oxyrhina hastalis* ainsi que tout le cortège des Requins (*Oxyrhina retroflexa*, *Galeocerdo aduncus*, *Hemipristis serra*, etc.) qui les accompagnent dans les gisements miocènes des autres régions mésogéennes.

Carcharodon Rondeleti Müller et Henle (carte n° 8). — A cette espèce actuelle, qui vit dans toutes les mers tropicales et subtropicales, se rattache le *Carcharodon sulcidens* d'Agassiz, dont les types proviennent du « Tertiaire supérieur » (très probablement du Pliocène) d'Italie.

Carcharodon Rondeleti est apparu au Miocène, où il est rare; il est commun dans le Pliocène, où il tend à supplanter *C. megalodon*.

L. Agassiz a signalé « *C. sulcidens* » dans les formations éocènes des environs de Soissons (Aisne). Cette indication, basée sur une dent de la « collection Voltz », ne peut résulter que d'une méprise sur la provenance du fossile, car aucune dent de cette espèce n'a été recueillie, depuis Agassiz, dans les formations marines du Bassin de Paris, dont la plus récente — les Sables de Fontainebleau — appartient à l'Oligocène moyen (Rupélien).

Galeocerdo aduncus L. Agassiz (carte n° 9) — *Galeocerdo latidens* L. Agassiz et *G. aduncus* L. Agassiz sont les deux espèces les plus communes du genre.

Mayence), soit que la dent qu'il rapporte à cette espèce appartienne à une autre forme, soit que l'erreur porte sur la provenance indiquée. Aucune dent de *C. megalodon* n'a été trouvée dans l'Oligocène du Bassin de Mayence, pas plus, d'ailleurs, que dans l'Oligocène des régions voisines (Belgique, Suisse, Bassin de Paris).

Elles furent souvent confondues. La reconstitution de leur denture montre que des différences très nettes les séparent.

Elles caractérisent deux époques différentes : *G. latidens*, l'Éocène proprement dit (Yprésien à Bartonien inclusivement); *G. aduncus*, le Néogène et plus particulièrement le Miocène.

La distribution géographique de *G. aduncus* paraît avoir été la même que celle d'*Oxyrhina hastalis* et de *Carcharodon megalodon*.

HEMIPRISTIS SERRA L. Agassiz (carte n° 10). — Le genre *Hemipristis* n'est représenté, à l'époque actuelle, que par une seule espèce, *Hemipristis (Dirrhizodon) elongatus* Klunzinger. Celle-ci n'est elle-même connue que par l'holotype, lequel fut capturé dans la mer Rouge et se trouve conservé au Musée de Stuttgart.

L'*Hemipristis serra* est une espèce caractéristique du Miocène, où elle est commune. Elle a toutefois été signalée, par Lawley, dans le Pliocène de la Toscane, où elle serait très rare, et, par Jordan et Hannibal, dans le Pléistocène de San Diego (Californie). Il est possible qu'elle soit remaniée à San Diego.

Cette espèce n'a vécu que dans les mers chaudes, tropicales et subtropicales.

Dans l'hémisphère Nord, sa limite d'expansion, vers le Nord, ne dépasse guère le 49e parallèle : ses gîtes les plus septentrionaux sont ceux de l'Ouest de la France et de l'Allemagne du Sud.

L'*Hemipristis serra* n'a pas été rencontré dans le Miocène de la mer du Nord [Sud-Est de l'Angleterre, Nord de la France, Belgique, Pays-Bas, Nord-Ouest de l'Allemagne, Danemark]. Sa fréquence dans le Miocène de la Bretagne, opposée à son absence dans le Miocène de la Belgique, montre qu'aucune communication directe, par la Manche, n'existait, à l'époque miocène, entre la mer de Bretagne et celle de Flandre.

La plupart des Requins néogènes étudiés, dans les pages précédentes, au double point de vue de leur répartition stratigraphique et de leur distribution géographique : *Oxyrhina hastalis, Carcharodon megalodon, Galeocerdo aduncus, Hemipristis serra*, ont été signalés par Gibbes [1], en 1848-1849, dans l'Éocène de la Caroline du Sud. Ces indications de Gibbes ont été fidèlement répétées par les auteurs, et, dans des ouvrages récents, on voit encore l'apparition de ces espèces reportée à l'Éocène.

A priori, l'attribution à l'Éocène des couches de la Caroline du Sud qui ont livré ces fossiles pouvait être tenue pour inexacte, car il est difficile d'admettre que des Poissons aussi cosmopolites que les Requins aient pu rester cantonnés en un seul point du globe, pendant l'Éocène, qu'ils se soient ensuite réfugiés en

[1] R.-W. GIBBES, Monograph of the Fossil Squalidae of the United States. (*Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 2e série, vol. I, pp. 143, 191, 194, 201-203.)

un autre endroit, inconnu, pendant l'Oligocène, pour ne se disperser dans presque toutes les mers qu'à l'époque miocène.

Les recherches auxquelles je me suis livré, au cours d'un récent voyage aux États-Unis, m'ont montré que les renseignements de Gibbes, concernant le gisement des espèces précitées, résultent effectivement d'une erreur dans la détermination de l'âge des couches de la Caroline du Sud qui ont fourni ces fossiles. Ces couches renferment bien des fossiles éocènes, et même des fossiles crétacés, mais ces fossiles, éocènes et crétacés, s'y trouvent à l'état remanié.

Les couches de la Caroline du Sud qui contiennent *Oxyrhina hastalis, Carcharodon megalodon, Galeocerdo aduncus, Hemipristis serra* sont miocènes, comme celles de la Caroline du Nord, de la Virginie et du Maryland, qui sont caractérisées par ces mêmes espèces.

La valeur stratigraphique des Squales fossiles. Leur importance dans l'établissement des synchronismes de formations géologiques à grandes distances.

On a vu, dans les pages précédentes, par des exemples pris parmi les formes fossiles les plus communes, que la prétendue persistance des mêmes espèces de Squales, pendant de longues périodes géologiques, est le résultat d'un manque de rigueur dans la définition originelle des espèces et d'erreurs dans les indications de gisement données par les premiers auteurs.

Les espèces fossiles qui, aujourd'hui, sont connues par leur denture entière et dont les caractères sont, en raison même de la complexité de celle-ci, nettement établis, n'ont pas eu la longévité excessive qu'on s'est plu à leur donner. Elles sont limitées à certains étages ou groupes d'étages, et, de ce fait, acquièrent un intérêt stratigraphique très grand.

Lorsqu'une espèce franchit plusieurs étages successifs, on voit généralement sa taille s'accroître à mesure que l'on s'élève dans ce groupe d'étages. C'est la « loi d'augmentation de taille dans les rameaux phylétiques » énoncée par Depéret [1].

Dans des travaux antérieurs, j'ai montré, par de nombreux exemples, que cette loi s'applique nettement aux Squales fossiles [2]; elle se vérifie, en particulier, pour *Odontaspis macrota, O. acutissima, O. Oxyrhina hastalis, Carcharodon megalodon*. De sorte que, par les dimensions des spécimens recueillis dans une formation donnée, il est parfois possible de préciser davantage l'âge de cette formation.

Les dents d'*Odontaspis macrota* que l'on recueille dans l'Yprésien sont plus petites que celles provenant du Lutétien. La taille d'*Odontaspis acutissima* est plus petite dans l'Oligocène que dans le Miocène. Les spécimens d'*Oxyrhina hastalis*

---

[1] CH. DEPÉRET, Les Transformations du Monde animal, pp. 199-210; 1907. Bibliothèque de Philosophie scientifique. Paris. Librairie Ernest Flammarion.

[2] Il y a, cependant, quelques exceptions à la règle.

et de *Carcharodon megalodon* du Burdigalien n'atteignent pas les grandes dimensions des exemplaires du Miocène supérieur et du Pliocène.

On a vu, d'autre part, l'aire d'expansion immense de la plupart des espèces étudiées ici au point de vue biogéographique, et, en particulier, d'*Oxyrhina hastalis* et de *Carcharodon megalodon*. Aussi, mieux que les Mollusques et peut-être que les Mammifères, dont l'aire de dispersion est beaucoup moins étendue, les Requins, grâce à leur ubiquité, permettent-ils de déterminer l'âge de formations non datées encore, de préciser celui de couches dont la faune malacologique ou mammalogique présente un caractère local, et, enfin, d'établir des parallélismes entre des dépôts de régions fort éloignées les unes des autres.

Dans l'État de Parana, au Nord-Est de la République Argentine, une formation célèbre par ses fossiles — le Paranéen ou Entrerien — affleure sur les rives du Parana, dans la province d'Entre-Rios. Signalée déjà par d'Orbigny et par Darwin, elle fut, par la suite, étudiée par de nombreux auteurs (A. Bravard, A. Doering, H. Burmeister, A. Stelzner, Fl. Ameghino, G. De Alessandri, A.-Smith Woodward, A. Borchert, H. von Ihering), et classée tantôt dans l'Éocène, tantôt dans l'Oligocène ou le Néogène.

La faune ichthyologique du Paranéen consiste essentiellement en dents de Requins, dans lesquelles Sir A.-Smith Woodward (1) reconnut quelques-unes des espèces caractéristiques du Néogène d'Europe : *Oxyrhina hastalis, Carcharodon megalodon, Hemipristis serra* (2). La présence de ces espèces dans le Paranéen l'amena à conclure que cette formation pouvait appartenir au Pliocène. On a vu, plus haut, que l'*Hemipristis serra* est une espèce essentiellement miocène. C'est sans doute dans le Miocène supérieur qu'il faut ranger le Paranéen.

C'est grâce aux Requins qu'a pu être déterminé encore l'âge précis du Patagonien (3). Cette formation marine du Sud de la République Argentine, dont l'âge a été longtemps discuté et que Fl. Ameghino rapportait à l'Éocène inférieur, est comprise entre de puissantes formations continentales, dont la faune mammalogique diffère considérablement des faunes correspondantes des autres parties du globe.

La faune du Patagonien lui-même est, en grande partie, composée d'éléments qui sont propres à cette formation. Les Squales en sont à peu près les seuls éléments ubiquistes; la plupart appartiennent aux espèces néogènes des autres régions du monde.

---

(1) A.-Smith Woodward, On some Fish-remains from the Parana Formation, Argentine Republic. (*Annals and Magazine of Natural History*, 7e série, vol. VI, pp. 1-7; pl. I; 1900.)

(2) Les dents du Paranéen attribuées par A.-Smith Woodward à « *Odontaspis elegans*, Ag. » sont, en réalité, des dents d'*O. acutissima* Agassiz.

(3) M. Leriche, Observations sur les Poissons du Patagonien récemment signalés par M. Fl. Ameghino. [*Annales de la Société géologique du Nord*, t. XXXVI (1907), pp. 129-137; 1907.]

Par les caractères — et notamment les dimensions relativement faibles — des spécimens d'*Oxyrhina hastalis* et de *Carcharodon megalodon* que l'on rencontre dans le Patagonien, on peut conclure que cette formation appartient au Miocène inférieur.

C'est aussi par la seule présence d'*Oxyrhina retroflexa* et de *Carcharodon megalodon* qu'a pu être mise hors de doute, dès 1909, l'existence du Miocène dans le Nord de Madagascar (1).

C'est enfin l'étude des Squales rapportés de la région côtière du Congo — de l'enclave portugaise de Cabinda — qui a permis de signaler la présence, dans cette région, du Paléocène (2), de l'Éocène (3) et du Miocène (4).

Il faut s'attendre à des résultats analogues en d'autres points du globe, où l'âge de certaines formations tertiaires, marines, est resté indéterminé.

Il subsiste, dans la classification des couches tertiaires de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande, une grande confusion, et les principales divisions de l'époque néozoïque — l'Éocène, l'Oligocène et le Néogène — n'y sont pas encore nettement distinguées.

L'étude détaillée des Poissons tertiaires de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande, faite, non plus en bloc, mais dans l'ordre stratigraphique, niveau par niveau, permettra sans aucun doute d'établir, entre les formations tertiaires de ces régions et celles des autres parties du monde, un synchronisme beaucoup plus précis que ceux qui ont été tentés jusqu'ici. L'une des raisons pour lesquelles les géologues australiens et néo-zélandais n'ont pas tiré des Squales tertiaires tout le parti qu'on en peut attendre est la croyance, longtemps entretenue, que des formes nettement néogènes, comme *Oxyrhina hastalis*, *Carcharodon megalodon*, etc., se rencontrent, dans certaines régions, dès l'Éocène.

La comparaison des représentations qui ont été faites des Squales tertiaires de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande avec les espèces des autres parties du monde permet d'affirmer déjà que l'horizon de Kalimnan, dans la province de Victoria (Australie), et une partie — la partie supérieure — de l'« Oamaru formation », en Nouvelle-Zélande, sont néogènes et probablement miocènes.

---

(1) M. LERICHE, Observations sur les Poissons du Tertiaire supérieur de Madagascar. [*Ann. Soc. géol. du Nord*, t. XXXVIII (1909), pp. 5-6.]

(2) M. LERICHE, Les Poissons paléocènes de Landana (Congo). Les gisements de Poissons paléocènes et éocènes de la côte occidentale d'Afrique. (*Annales du Musée du Congo belge*. Géologie, Paléontologie, Minéralogie, série III, t. I, pp. 79-80; 1913.)

(3) M. LERICHE, Sur des Poissons fossiles de la région côtière du Congo et sur la présence de l'Éocène dans cette région. [*Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences* (Paris), t. CLXIX, p. 479; 1919.]

(4) Voir E. DARTEVELLE, Note préliminaire sur la géologie de la région côtière du Congo. (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Classe des Sciences, 5e série, t. XX, p. 257; 1934.)

EXPLICATIONS GENERALES DES CARTES 1 A 10.

I. — Les zones climatiques des mers (1).

En plus de l'équateur, les parallèles indiqués sur les cartes sont : les tropiques du Cancer et du Capricorne et les parallèles 45° et 60° N. et S.

Les *mers tropicales* sont celles situées entre les tropiques.

Les *mers subtropicales* sont limitées, dans chaque hémisphère, par le tropique (du Cancer ou du Capricorne) et par le 45e degré environ de latitude (N. ou S.).

Les *mers tempérées* s'étendent approximativement, dans chaque hémisphère, entre les 45° et 60° de latitude.

Les *mers froides* sont comprises, dans chaque hémisphère, à l'intérieur du parallèle de 60°. Les *mers polaires* sont les parties de ces mers situées à l'intérieur du cercle polaire (arctique ou antarctique). Les mers froides de l'hémisphère Sud ne sont pas représentées sur les cartes.

(1) Voir M. LERICHE : Les Poissons tertiaires de la Belgique (II. Les Poissons éocènes), p. 226; 1905. (*Mém. Musée roy. Hist. natur. de Belgique*, t. III. — Mém. n° 11.). — Contribution à l'étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines, p. 124; 1906. (*Thèse de doctorat* et *Mém. Soc. géol. du Nord*, t. V.)

II. — Abréviations employées pour désigner les étages qui, dans les colonnes ci-dessous, sont indiqués dans l'ordre chronologique, de bas en haut.

	ÉOCÈNE	OLIGOCÈNE		NÉOGÈNE
ÉOCÈNE PROPREMENT DIT	6. Bartonien — **Ba.** 5. Lédien — **Le.** 4. Lutétien — **Lu.** 3. Yprésien — **Y.**	3. Chattien — **C.** 2. Rupélien — **R.** 1. Tongrien — **T.**	PLIOCÈNE. . .	7. *Amstélien* (1). 6. *Scaldisien* — **Sc.** 5. *Diestien* — **D.**
PALÉOCÈNE. . .	2. Landénien — **La.** 1. Montien — **M.**		MIOCÈNE . . .	4. Sahélien — **Sa.** (= *Anversien*). 3. Vindobonien — **V.** (= *Boldérien*). 2. Burdigalien — **Bu.** 1. Aquitanien — **Aq.**

(1) Les noms en italique sont ceux des divisions du Néogène de la mer du Nord, et plus particulièrement de la Belgique. L'Amstélien est continental en Belgique. La répartition des Requins dans les différents niveaux du Pliocène anglais n'est pas encore connue.

III. — Liste des travaux auxquels renvoient les indications bibliographiques du texte explicatif des cartes.

M. COLLIGNON et J. COTTREAU.

1927. *Paléontologie de Madagascar. — XIV. Fossiles du Miocène marin.* [Annales de Paléontologie, t. XVI, pp. 133-171 (Poissons, pp. 163-164).]

L. JOLEAUD.

1908. *Note sur quelques dents de Poissons fossiles du Rio de Oro (Sahara occidental).* [Bulletin de la Société géologique de France, 4e série, t. VII (1907, pp. 514-516.]

D.-S. JORDAN et H. HANNIBAL.

1923. *Fossil Sharks and Rays of the Pacific Slope of North America.* (Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, vol. XXII, pp. 27-63.)

G. LECOINTRE.

1926. *Recherches géologiques dans la Meseta marocaine.* [Thèse de doctorat et Mémoires de la Société des Sciences naturelles du Maroc, n° XIV. Volume de 158 pages, 18 planches, 1 carte géologique. (Déterminations de Squales néogènes par C. ARAMBOURG, p. 62.)]

M. LERICHE.

1906, *a. Revision de la Faune ichthyologique des Terrains néogènes du Bassin du Rhône.* [Association française pour l'Avancement des Sciences. Compte rendu de la 35e session (Lyon), Notes et Mémoires, pp. 335-352, pl. III, fig. 9, 10.]

— *b. Note sur les Vertébrés éocènes de la Loire-Inférieure.* (Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France, 2e série, t. VI, pp. 179-183.)

1908. *Les Vertébrés du Nummulitique de l'Aude* [*in* L. DONCIEUX. *Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault (Corbières septentrionales)*]. [Annales de l'Université de Lyon, nouvelle série, I (Sciences, Médecine), fascicule 22, pp. 1-19, pl. I.]

1909. *Observations sur les Poissons du Tertiaire supérieur de Madagascar.* [Annales de la Société géologique du Nord (Lille), t. XXXVIII (1909), pp. 5, 6.]

1910, *a. Note sur les Poissons néogènes de la Catalogne.* [Bull. Soc. géol. de France, 4e sér., t. X (1910), pp. 471-474.]

— *b. Note sur les Poissons stampiens du Bassin de Paris.* [Ann. Soc. géol. du Nord, t. XXXIX (1910), p. 334, note infrapaginale.]

1933. *Sur un Myliobate (Myliobatis Bellardii* Issel) *du Calcaire à Astéries (Rupélien) des environs de La Réole (Gironde).* [Bull. Soc. géol. de France, 5e sér., t. II (1932), p. 375, note infrapaginale 2.]

F. PRIEM.

1907. *Note sur les Poissons fossiles de Madagascar.* [Bull. Soc. géol. de France, 4e sér., t. VII (1907), p. 465 (Poissons tertiaires).]

W. WEILER.

1933. *Zwei oligozäne Fischfaunen aus dem Königreich Ungarn.* II. *Die Fischreste aus dem Kisceller (Kleinzeller) Ton.* (Geologica Hungarica, Series Palaeontologica, fascicule XI, pp. 23-35, 42-43.)

A.-SMITH WOODWARD.

1889. *Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum*, vol. I.

Cartes 1 à 10

Odontaspis macrota L. Agassiz, 1843.

Origine du type. — Le type provient probablement du « Calcaire grossier » (Lutétien) du Bassin de Paris.

Lieu de conservation du type. — Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Abréviations : BA = Bartonien. — LE = Lédien. — LU = Lutétien. — Y = Yprésien.

Gîtes éocènes :

EUROPE :

Angleterre : Bassins de Londres et du Hampshire (Y, Lu, Le, Ba).

Belgique : (Y, Lu, Le, Ba).

France : Nord de la France (Y, Lu, Le). Bassin de Paris (Y, Lu, Le). Loire-Inférieure (Lu) (M. LERICHE, 1906, *b*, p. 181). Aude (Lu) (M. LERICHE, 1908, p. 14).

Pays-Bas : Provinces d'Overijsel et de Gueldre (Remanié à la base de l'Oligocène).

Allemagne : État de Brunswick (Remanié à la base des couches à nodules phosphatés). Bavière : Kressenberg (Lu).

EUROPE :

Italie : Piémont.

Russie méridionale : Ukraine (Probablement remanié à la base de l'Oligocène).

AFRIQUE :

Tunisie.

Algérie.

Sénégal.

Angola : District de Mossamedes.

Egypte (Lu).

AMÉRIQUE :

États-Unis : Versant atlantique : Maryland, Virginie, Caroline du Sud, Alabama.

Odontaspis macrota L. Agassiz, prémutation **striata** Winkler, 1874.

Origine des types. — « Heersien » (Landénien inférieur) d'Orp-le-Grand (Belgique).

Abréviations : LA = Landénien. — M = Montien.

Gîtes paléocènes :

EUROPE :

Angleterre : Bassin de Londres (La).

Belgique (M, La).

France : Nord de la France (La). Bassin de Paris (M, La).

Danemark (La).

AFRIQUE :

Togo.

Nigeria : Sokoto.

Congo : Enclave portugaise de Cabinda (M).

Odontaspis cuspidata L. Agassiz, 1844.

Origine des types. — Molasse miocène de la Suisse.

Lieu de conservation des types. — Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel (Suisse).

Abréviations : Bu = Burdigalien. — C = Chattien. — R = Rupélien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — T = Tongrien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîte pliocène : France : Hérault (Montpellier).

Gîtes miocènes :

Europe :

- Belgique (V, Sa).
- France : Ouest de la France (V, Sa). Bassin d'Aquitaine (Bu). Bassin du Rhône (Bu, V) et Hérault (V). Corse.
- Suisse (Bu, V).
- Allemagne du Sud : Pays de Bade (Bu, V). Wurtemberg (V).

Europe :

- Autriche : Bassin intraalpin de Vienne. Burgenland.
- Hongrie : Comitat de Nograd.
- Espagne : Catalogne (V) (M. Leriche, 1910 *a*, p. 473).
- Italie : Piémont et Ligurie. Emilie. Sicile.

Afrique :

- Rio de Oro (L. Joleaud, p. 514).
- Egypte : Isthme de Suez (Remanié dans le Pliocène).

Amérique :

- États-Unis : Versant atlantique : Maryland.
- République Argentine : Patagonie.

Gîtes oligocènes :

Europe :

- Belgique (T, R).
- France : Bassin de Paris (R). Bassin d'Aquitaine (R) (M. Leriche, 1933, p. 375, note infrapaginale 2). Territoire de Belfort (R).
- Pays-Bas : Provinces d'Overijsel et de Gueldre (T ou R).
- Suisse (R).

Europe :

- Allemagne : Westphalie (C) (M. Leriche, 1910 *b*, p. 334, note infrapaginale). Bassin de Mayence (R). Pays de Bade (R). Haute-Bavière (R).
- Hongrie : Environs de Budapest (R) (W. Weiler, p. 23).

Odontaspis cuspidata L. Agassiz, prémutation **Hopei** L. Agassiz, 1844.

Origine des types. — « London Clay » (Yprésien) de l'île de Sheppey (Kent).

Abréviations : Ba = Bartonien. — Le = Lédien. — Lu = Lutétien. — Y = Yprésien.

Gîtes éocènes :

Europe :

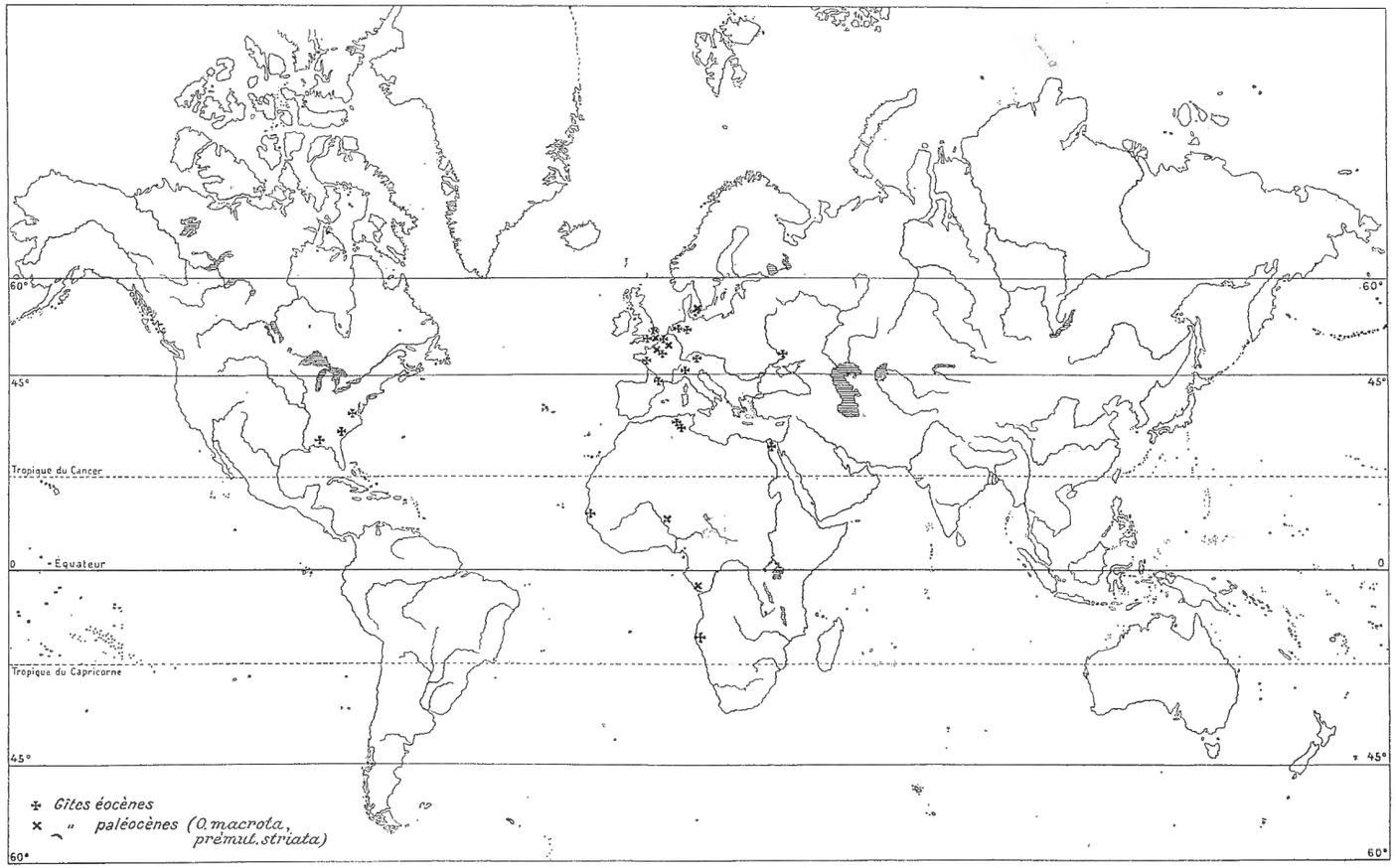
- Angleterre : Bassins de Londres et du Hampshire (Y, Lu, Le, Ba).
- Belgique (Y, Lu, Le, Ba).
- France : Nord de la France (Y, Lu, Le). Bassin de Paris (Y, Lu, Le). Loire-Inférieure (Lu). Aude (Lu).

Europe :

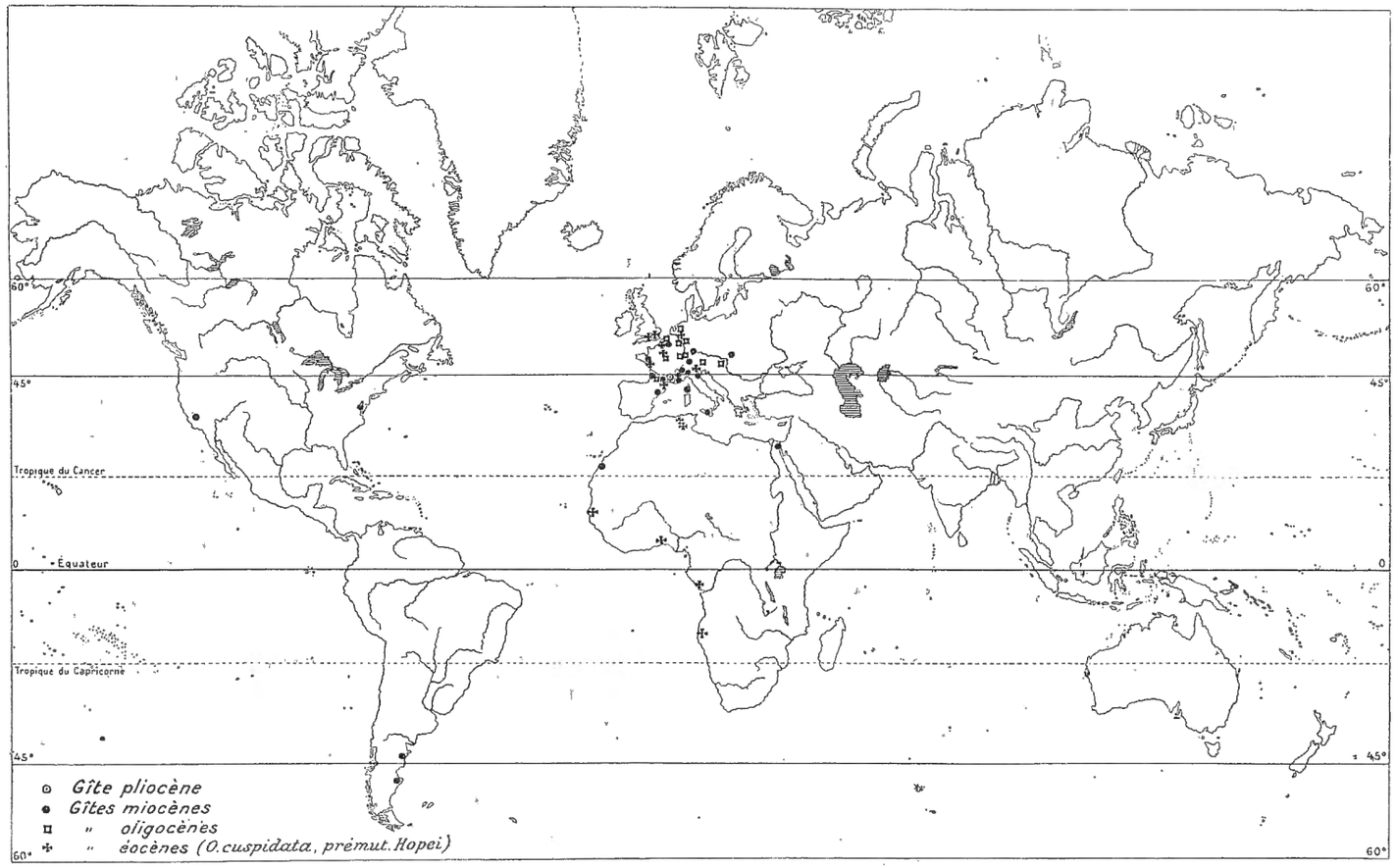
- Pays-Bas : Province de Gueldre (Remanié à la base de l'Oligocène).
- Italie : Vénétie (Lu).

Afrique :

- Tunisie, Algérie.
- Sénégal.
- Togo.
- Congo : Enclave portugaise de Cabinda.
- Angola : District de Mossamedes.



CARTE N° 1. — **Distribution stratigraphique et géographique d'**Odontaspis macrota **et de sa prémutation** striata.



CARTE N° 2. — **Distribution stratigraphique et géographique d'**Odontaspis cuspidata **et de sa prémutation** Hopei.

Odontaspis acutissima L. Agassiz, 1844.

Origine des types. — L'un des deux types (L. Agassiz, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXXVII*a*, fig. 34) provient de la Molasse burdigalienne de Berthoud (Suisse). La provenance de l'autre type (Ibidem, t. III, pl. XXXVII*a*, fig. 33) est inconnue.

Abréviations : Bu = Burdigalien. — C = Chattien. — R = Rupélien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — T = Tongrien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pliocènes :

Europe :

Angleterre : Suffolk.
Belgique?
France : Hérault (Montpellier).

Europe :

Espagne : Catalogne.
Italie { Emilie. / Calabre.

Afrique :

Maroc : Environs de Casablanca (1).
Basse-Egypte.

Gîtes miocènes :

Europe :

Belgique (V, Sa).
France { Ouest de la France (V, Sa). / Bassin d'Aquitaine (Bu). / Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V). / Corse.
Suisse (Bu, V).
Allemagne du Sud { Pays de Bade (Bu). / Wurtemberg (V).
Autriche : Vorarlberg (V).
Hongrie : Comitat de Nograd.

Europe :

Espagne { Catalogne (Bu, V) (M. Leriche, 1910 *a*, p. 473). / Iles Baléares (Majorque).
Italie { Piémont et Ligurie. / Emilie. / Calabre (V). / Sicile.
Malte.

Afrique :

Algérie (Sa).
Maroc.
Rio de Oro (L. Joleaud, p. 514).

Amérique :

Etats-Unis : Versant atlantique : Maryland.
Grandes Antilles : Cuba.
République Argentine : Parana (Province d'Entre-Rios).

Océanie :

Australie : Victoria.
Nouvelle-Zélande : Ile du Sud.

Gîtes oligocènes :

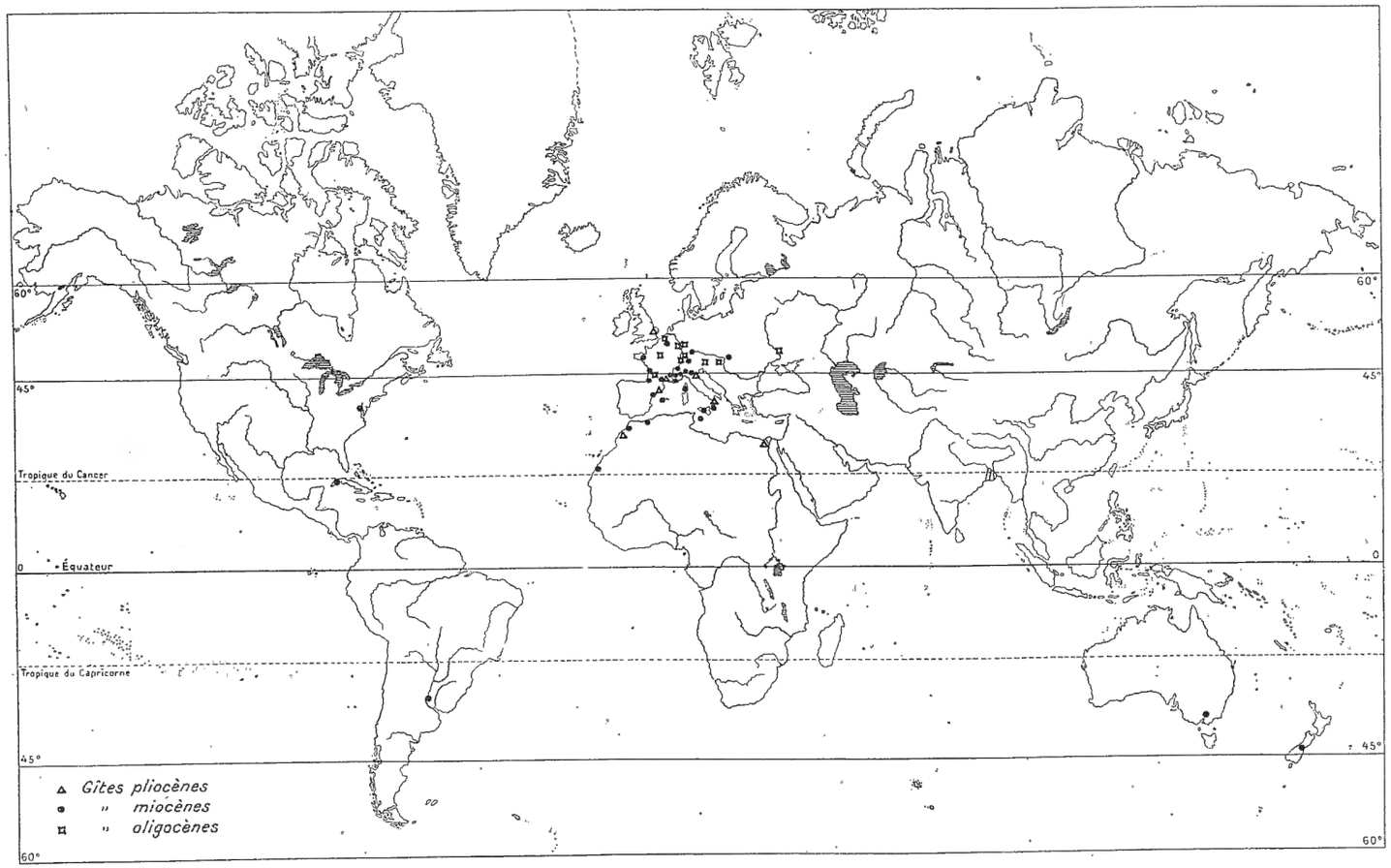
Europe :

Belgique (T, R).
France { Bassin de Paris (R). / Bassin d'Aquitaine (R) (M. Leriche, 1933, p. 375, note infrapaginale 2). / Territoire de Belfort (R).

Europe :

Suisse (R).
Allemagne { Westphalie (C) (M. Leriche, 1910 *b*, p. 334, note infrapaginale). / Bassin de Mayence (R, C). / Pays de Bade (R). / Haute-Bavière (R).

(1) D'après des matériaux communiqués par feu L. Gentil.



CARTE N° 3. — **Distribution stratigraphique et géographique d'**Odontaspis acutissima.

Lamna cattica Philippi, 1864.

Origine du type. — Chattien (Oligocène supérieur) de Wilhelmshöhe, près Cassel (Hesse-Nassau).

Abréviations : Bu = Burdigalien. — C = Chattien. — R = Rupélien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — V = Vindobonien (= Boldérien).

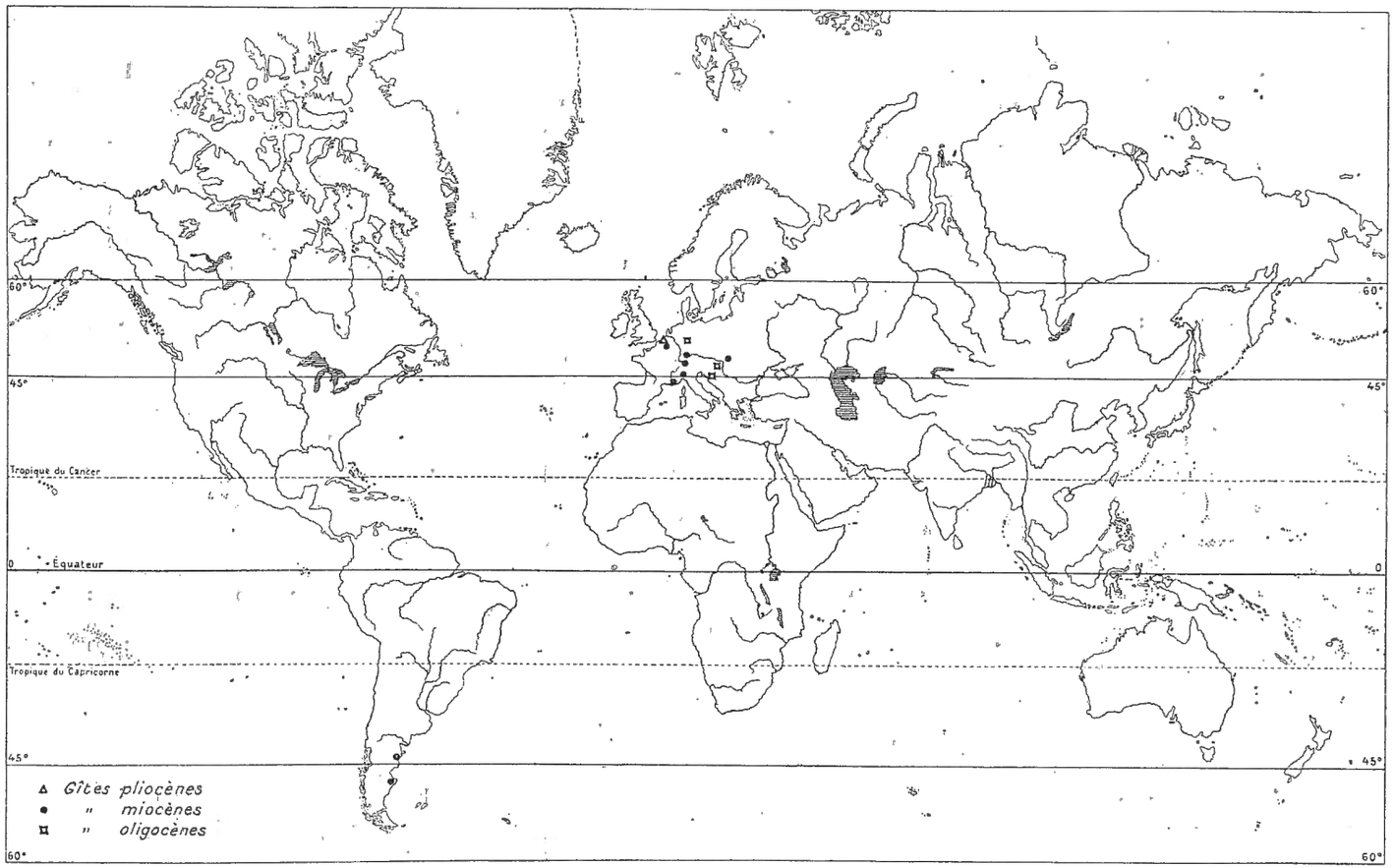
Gîte pliocène : Belgique (Anvers)?

Gîtes miocènes :	EUROPE :	EUROPE :	AMÉRIQUE :
	Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V).	Allemagne du Sud : Wurtemberg (V).	République Argentine : Patagonie.
	France : Bassin du Rhône [1] (Bu).	Italie [2] : Piémont?	
	Suisse (Bu, V).	Hongrie : Comitat de Nograd.	

Gîtes oligocènes :	EUROPE :
	Allemagne : Hesse-Nassau (C).
	Hongrie : Environs de Budapest (R).
	Yougoslavie : Croatie (C).

(1) M. LERICHE. Les Poissons de la Molasse suisse, p. 67, note infrapaginale 1; 1927.

(2) M. LERICHE. Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), p. 397; 1926.



CARTE N° 4. — **Distribution stratigraphique et géographique de** Lamna cattica.

Oxyrhina hastalis L. Agassiz, 1843.

Origine des types. — Probablement la Molasse miocène de la Souabe.

Lieux de conservation des types. — Musée de Stuttgart et Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel (Suisse).

Abréviations : Bu = Burdigalien. — D = Diestien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — Sc = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pléistocènes?:

Amérique :

Etats-Unis : Californie (Région de Los Angeles).

Océan Pacifique (Dans l'argile rouge des grands fonds) :

Dragages du « Challenger » : Station 276. — Profondeur : 4298 mètres. Station 281, près des îles Tubuaï. — Prof. : 4361 mètres. Station 285. — Profondeur : 4343 mètres.

Gîtes pliocènes :

Europe :

Angleterre : Suffolk.
Belgique (D, Sc).
France : Hérault (Montpellier).
Espagne méridionale (Malaga).

Europe :

Italie : Versant adriatique des Apennins : Emilie, Pouilles. Versant tyrrhénien des Apennins : Toscane, Rome. Calabre. Sicile.

Afrique :

Algérie : Environs d'Alger.

Gîtes miocènes :

Europe :

Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V).
France : Ouest de la France (V, Sa). Bassin d'Aquitaine (Bu, V). Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V). Corse (1).
Suisse (Bu, V).
Allemagne du Sud : Pays de Bade (Bu, V). Wurtemberg (V).
Autriche : Bassin intra alpin de Vienne. Burgenland.
Hongrie : Comitat de Nograd.
Portugal : Environs de Lisbonne.
Espagne : Catalogne (Bu, V) (M. Leriche, 1910 *a*, p. 473). Iles Baléares (Majorque).

Europe :

Italie : Piémont et Ligurie. Vénétie. Versant adriatique des Apennins : Emilie (2), Pouilles (V). Calabre (V). Sicile (V).
Malte.

Afrique

Algérie (Oran) (Sa).
Maroc (Région de Rabat) (V) (C. Arambourg in G. Lecointre, p. 62).
Iles Canaries : Grande Canarie.
Rio de Oro (L. Joleaud, p. 514).
Iles du Cap Vert (A.-S. Woodward, vol. I, p. 387).

Amérique :

Etats-Unis : Versant atlantique : Maryland, Virginie, Caroline du Nord, Caroline du Sud, Alabama. Versant pacifique : « Coast ranges » de l'Orégon et de la Californie.
Mexique : Basse-Californie.
Grandes Antilles : Cuba.
République Argentine : Parana (Province d'Entre-Rios). Patagonie.

Asie.

Japon : Yéso, Hondo.

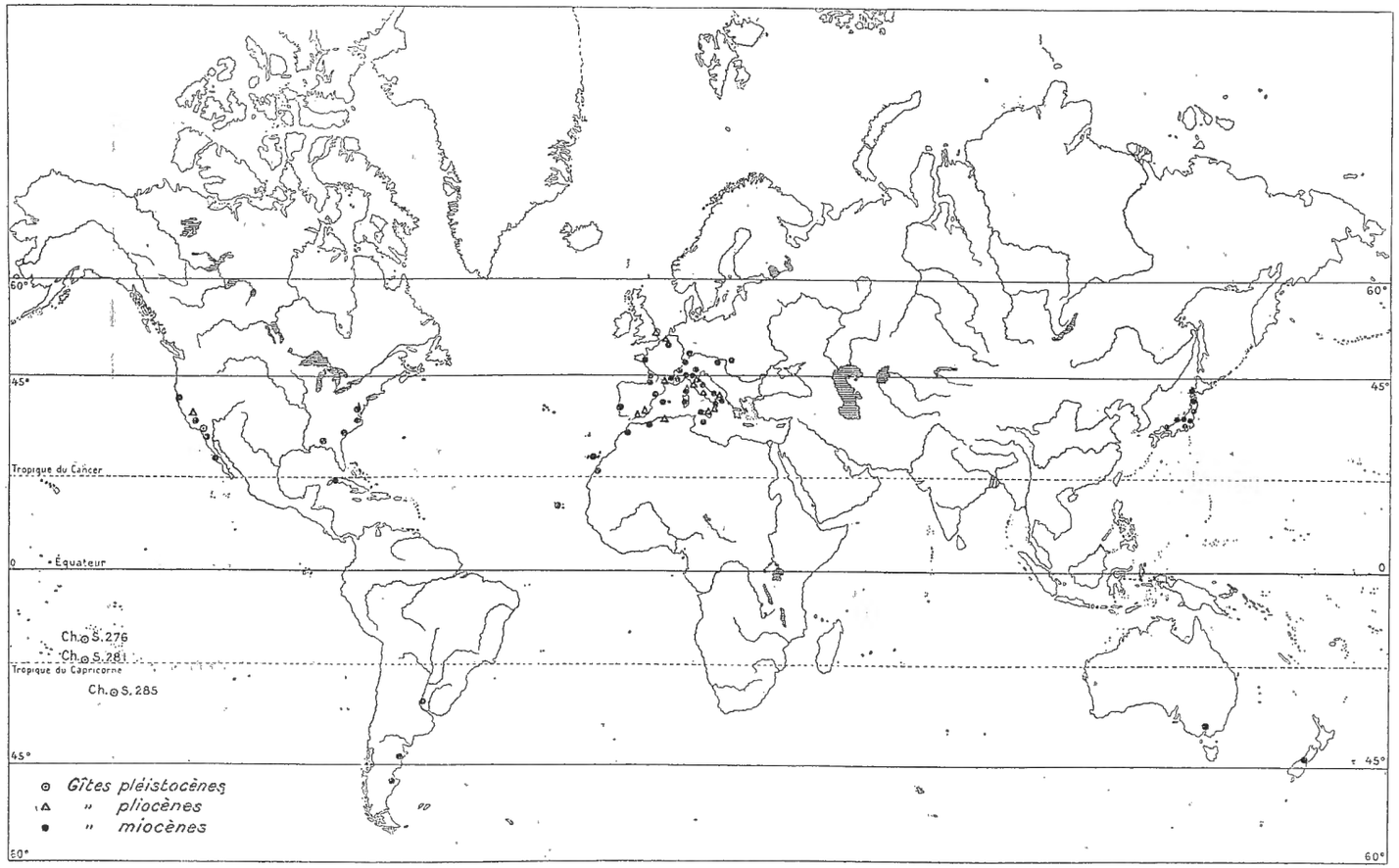
Océanie :

Australie : Victoria.
Nouvelle-Zélande : Ile du Sud.

---

(1) D'après des matériaux provenant de Bonifacio et appartenant à la collection Peron (Muséum d'Histoire naturelle, Paris).

(2) Le Calcaire de Bismantova (Emilie), que G. De Stefano [*Bollettino della Società Geologica Italiana*, vol. XXX (1911), p. 356; 1912] considérait, d'après sa faune ichthyologique, comme étant oligocène ou même plus ancien, est en réalité miocène.



CARTE N° 5. — **Distribution stratigraphique et géographique d'**Oxyrhina hastalis.

Oxyrhina retroflexa L. Agassiz, 1843.

Origine du type. — Provenance exacte inconnue, peut-être la Molasse miocène du Wurtemberg ou de la Suisse.

Lieu de conservation du type. — Musée de Carlsruhe (Pays de Bade).

Abréviations : Bu = Burdigalien. — D = Diestien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — Sc = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pliocènes :

Europe :

Belgique (D, Sc).
Italie : Sicile.

Gîtes miocènes :

Europe :

Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V).
France : Ouest de la France (V). Bassin d'Aquitaine (Bu). Bassin du Rhône.
Suisse (Bu, V).
Allemagne du Sud : Pays de Bade (Bu). Wurtemberg (V).
Autriche : Bassin intraalpin de Vienne. Burgenland.
Hongrie : Comitat de Nograd.
Espagne : Ile Majorque (?).

Europe :

Italie : Piémont. Vénétie? Sicile (V).
Malte.

Afrique :

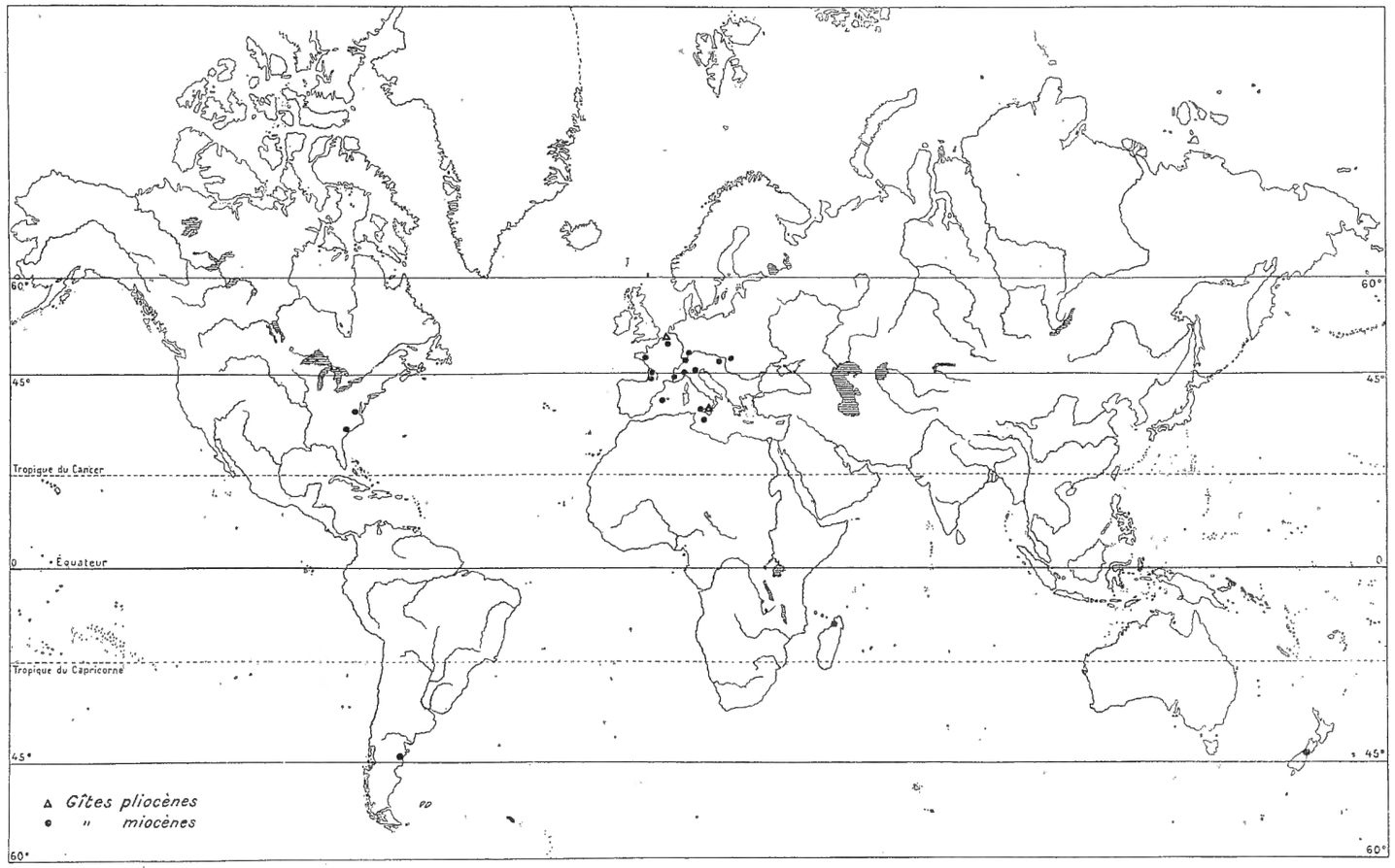
Madagascar : Région septentrionale (M. Leriche, 1909, p. 6).

Amérique :

Etats-Unis : Versant atlantique : Virginie, Caroline du Sud.
République Argentine : Patagonie.

Océanie :

Nouvelle-Zélande : Ile du Sud?



CARTE N° 6. — **Distribution stratigraphique et géographique d'**Oxyrhina retroflexa.

Carcharodon megalodon L. Agassiz, 1843.

Origine des types. — L'un des types (L. Agassiz, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXIX, fig. 6) provient du Miocène de la Styrie. La provenance des autres types est inconnue.

Lieux de conservation des types. — Musée de Carlsruhe (Pays de Bade), Musée de Strasbourg, Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) et collection Bronn.

Abréviations : Aq = Aquitanien. — Bu = Burdigalien. — D = Diestien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — Sc = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pléistocènes?:

Amérique :

Etats-Unis : Californie : Région de Los Angeles [D.-S. Jordan et H. Hannibal, p. 55 (*C. leviathan*)].

Océan Pacifique (Dans l'argile rouge des grands fonds) :

- Dragages du « Challenger » : Station 281, près des îles Tubuaï. — Profond. : 4361 m. ; Station 285. — Profondeur : 4343 mètres.
- Dragages de l' « Albatross » : Station 2. — Profondeur : 4331 mètres. ; Station 13. — Profondeur : 4919 mètres. ; Station 173, au S.-E. de l'île de Taïti. — Prof. : 4462 m.

Gîtes pliocènes :

Europe :

Angleterre : Suffolk.
Belgique (D, Sc).
France : Hérault (Montpellier).
Espagne méridionale (Malaga).
Italie : Versant adriatique des Apennins (?)

Afrique :

Maroc : Environs de Casablanca (1).

Amérique :

Etats-Unis : Californie [D.-S. Jordan et H. Hannibal, p. 54 (*C. branneri*)].
Grandes Antilles : Cuba.

Océanie :

Nouvelle-Zélande : Ile du Nord.

Gîtes miocènes :

Europe :

Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V).
France : Ouest de la France (V, Sa). ; Bassin d'Aquitaine (Bu, V). ; Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V). ; Corse (2).
Suisse (Bu, V).
Allemagne du Sud : Pays de Bade (V). ; Wurtemberg (V). ; Hohenzollern (V).
Autriche : Bassins extra- et intra alpin de Vienne. ; Styrie (Bassin de Graz) (V).
Hongrie : Comitat de Nograd.
Portugal : Environs de Lisbonne.
Espagne : Catalogne (Bu, V) et Iles Baléares (M. Leriche, 1910 *a*, p. 473).

Europe :

Italie : Piémont (Aq, V). ; Vénétie. ; Versant adriatique des Apennins : Emilie(3), Pouilles (V). ; Versant tyrrhénien des Apennins. ; Calabre (V). ; Sicile (V). ; Sardaigne.
Malte (Bu, V).

Afrique :

Algérie (Sa).
Maroc : Région de Rabat (V) (C. Arambourg in G. Lecointre, p. 62).
Rio de Oro (L. Joleaud p. 514).
Angola : Saint-Paul de Loanda (Bu).
Afrique orientale portugaise : District d'Inhambané.
Madagascar : Région septentrionale (F. Priem, p. 465).
Egypte : Isthme de Suez (Remanié dans le Pliocène). ; Nord du Désert Arabique.

Amérique :

Etats-Unis : Versant atlantique : New-Jersey, Maryland, Virginie, Caroline du Nord, Caroline du Sud, Alabama. ; Versant pacifique : Californie.
Mexique : Basse-Californie. ; Environs de Mexico (Remanié dans le Pléistocène). ; Isthme de Tehuantepec (Bu) et Etat de Tabasco.
Grandes Antilles : Cuba. ; Jamaïque. ; Haïti, Saint-Domingue.
Petites Antilles : Ile Bonaire.
Amérique centrale : Panama.
Amérique du Sud : Venezuela : Etat de Falcon (Bu). ; Equateur. ; République Argentine : Parana (Province d'Entre-Rios), Patagonie. ; Chili (Sa).

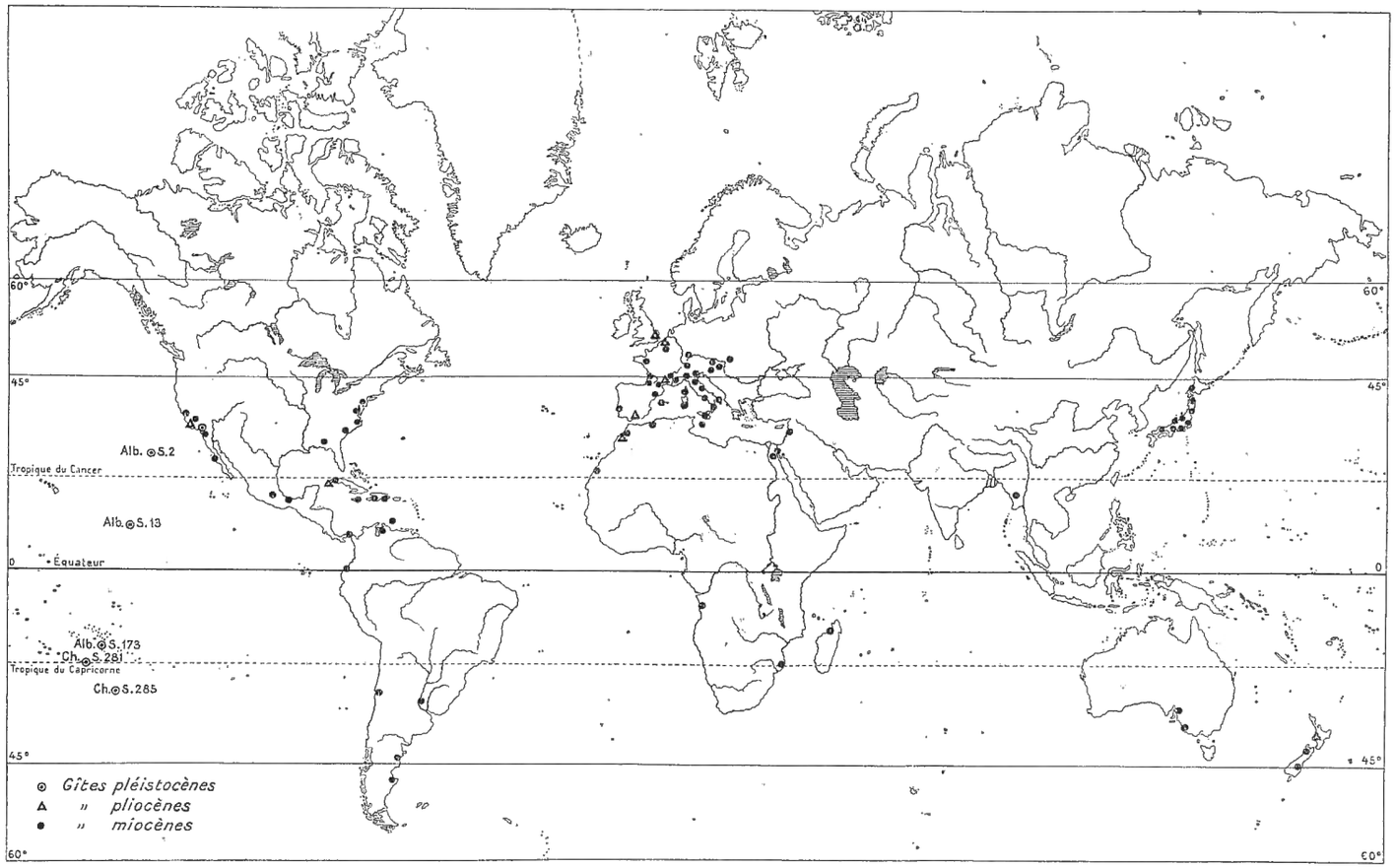
Asie :

Syrie (V).
Birmanie (V).
Japon : Yéso, Hondo.

Océanie :

Australie : Australie méridionale et Victoria.
Nouvelle-Zélande : Ile du Sud.

(1) D'après des matériaux communiqués par feu L. Gentil.
(2) D'après des matériaux provenant de Bonifacio et appartenant à la collection Peron (Muséum d'Histoire naturelle, Paris).
(3) Voir la note infrapaginale 2 du tableau explicatif de la carte n° 5 (*Oxyrhina hastalis*).



CARTE N° 7. — **Distribution stratigraphique et géographique de** Carcharodon megalodon.

Carcharodon Rondeleti Müller et Henle, 1841.

Origine des types. — Des types de la forme fossile [« *C. sulcidens* » Agassiz (L. Agassiz, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXX*a*, fig. 3-7; 1843)], ceux dont l'origine est connue proviennent du « Tertiaire supérieur » de l'Italie.

Lieux de conservation des types. — Collection du comte de Münster, Musée paléontologique de Munich, collection Bronn et Musée de Strasbourg.

Abréviations : Bu = Burdigalien. — D = Diestien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — Sc = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Habitat actuel : Toutes les mers tropicales et subtropicales.

Gîtes pléistocènes :

Europe :

Italie : Calabre. Sicile.

Amérique :

Etats-Unis : Californie (Région de Los Angeles).

Océan Pacifique (Argile rouge des grands fonds) :

Dragages du « Challenger » : Station 281, près des îles Tubuaï. — Profondeur : 4361 mètres.

Gîtes pliocènes :

Europe :

Angleterre : Suffolk.
Belgique (D, Sc).

Europe :

Italie : Piémont. Versant adriatique des Apennins : Piémont oriental, Emilie, Pouilles. Versant tyrrhénien des Apennins : Toscane, Italie centrale. Basilicate. Calabre. Sicile.

Amérique :

Etats-Unis : Californie (de la région de San-Francisco à celle de Los Angeles).

Asie :

Japon : Hondo.

Gîtes miocènes :

Europe :

Belgique (Sa).
Suisse (Bu, V).

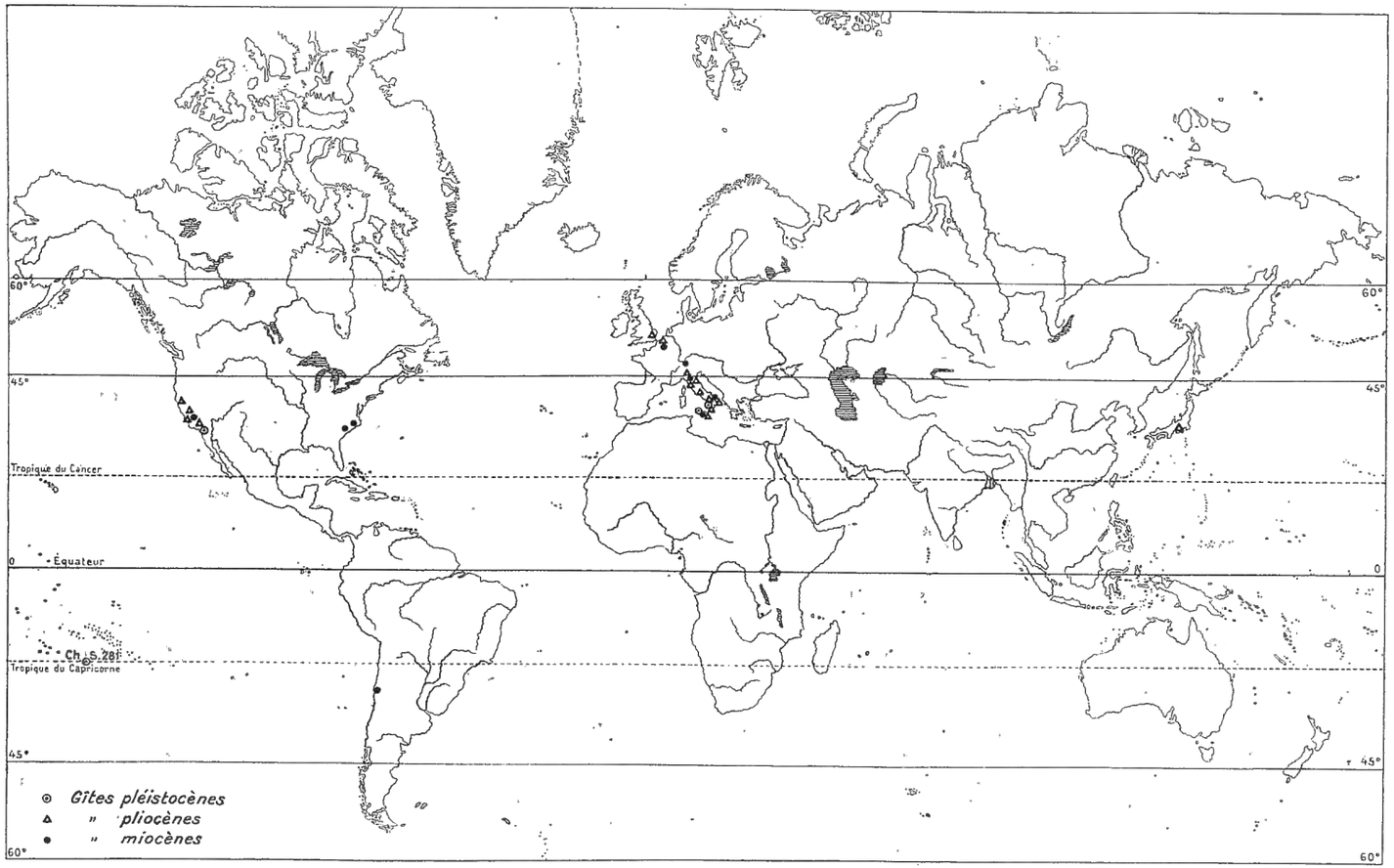
Europe :

Italie : Versant adriatique des Apennins : Emilie, Pouilles (V). Sicile (Sa).

Amérique :

Etats-Unis : Versant atlantique : Caroline du Nord (Sa), Caroline du Sud (Sa). Versant pacifique : Californie?

Amérique du Sud : Chili (Sa).



CARTE N° 8. — **Distribution stratigraphique et géographique de** Carcharodon Rondeleti.

Galeocerdo aduncus L. Agassiz, 1843.

Origine des types. — L'un des deux types (L. Agassiz, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXVI, fig. 25-28) provient de la Molasse miocène de la Souabe. La provenance de l'autre type est inconnue.

Lieu de conservation du premier type. — Musée de Carlsruhe (Pays de Bade).

Abréviations : Bu = Burdigalien. — D = Diestien. — Sa = Sahélien (= Anversien). — Sc = Scaldisien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gîtes pliocènes :

Europe :

Belgique (D, Sc).

Europe :

Italie { Versant adriatique des Apennins : Pouilles. / Versant tyrrhénien des Apennins : Toscane.

Gîtes miocènes :

Europe :

Belgique (V, Sa) et Limbourg hollandais (V).

France { Ouest de la France (V). / Bassin d'Aquitaine (Bu). / Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V).

Suisse (Bu, V

Allemagne du Sud { Pays de Bade (V). / Wurtemberg (V).

Hongrie : Comitat de Nograd.

Italie { Piémont et Ligurie (V). / Vénétie. / Pouilles (V). / Calabre (V). / Sicile (V). / Sardaigne (1).

Malte (Bu, V).

Afrique :

Rio de Oro (L. Joleaud, p. 514).

Angola : Saint-Paul de Loanda (Bu).

Afrique orientale portugaise : District d'Inhambané.

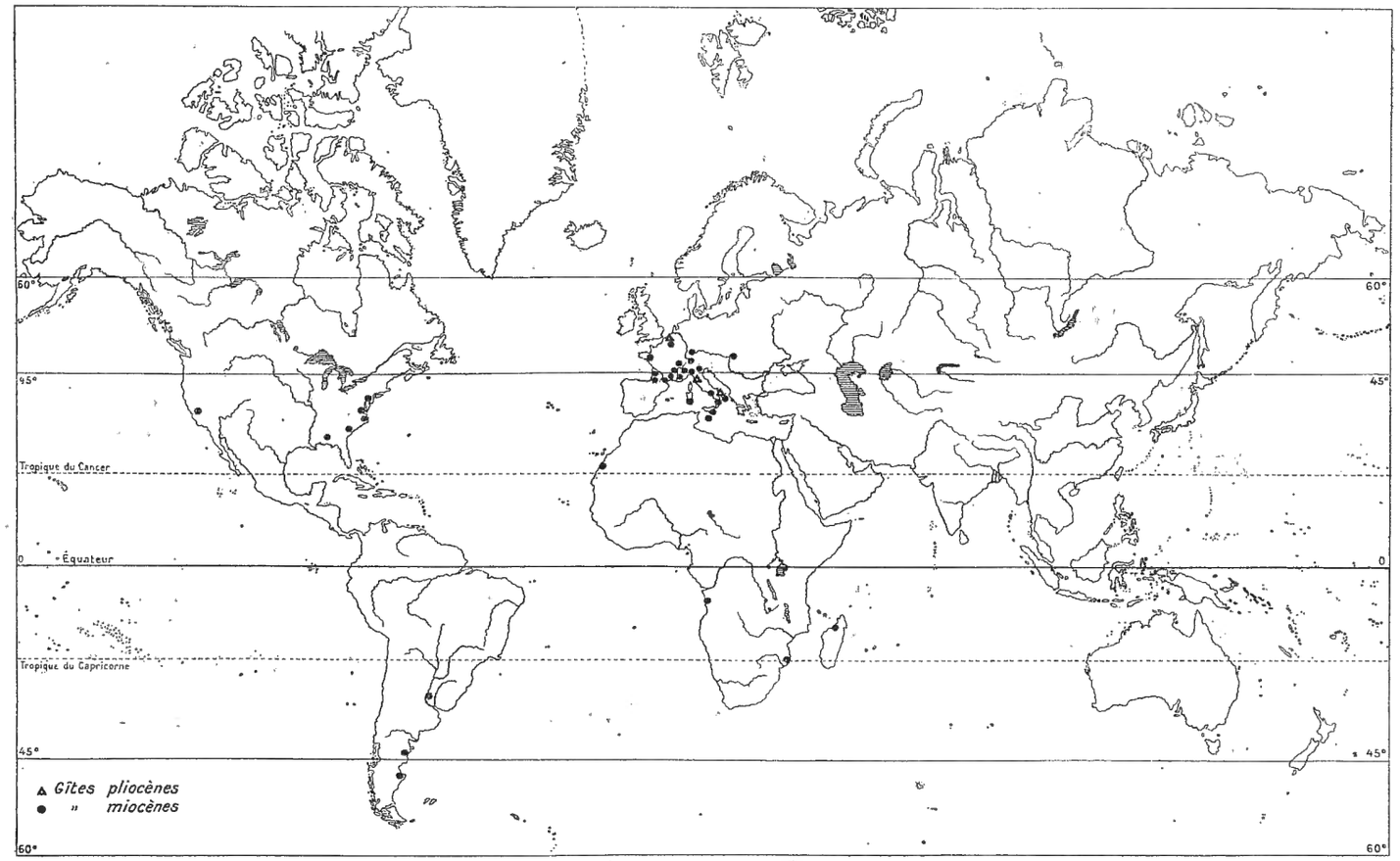
Madagascar : Région septentrionale (M. Collignon et J. Cottreau, p. 32).

Amérique :

Etats-Unis { Versant atlantique : New-Jersey, Maryland, Virginie, Caroline du Nord, Caroline du Sud, Alabama. / Versant pacifique : Californie.

République Argentine { Parana (Province d'Entre-Rios). / Patagonie.

(1) D'après des dents qui proviennent de Cagliari et qui sont conservées dans les collections paléontologiques de l'Université de Lausanne. Bassani, dans son mémoire de 1891 [voir, pour la bibliographie, M. Leriche, Les Poissons tertiaires de la Belgique (IV. Les Poissons néogènes), p. 437], a figuré deux dents incomplètes qui avaient été recueillies dans le Miocène de la Sardaigne.



CARTE N° 9. — Distribution stratigraphique et géographique de Galeocerdo aduncus.

Hemipristis serra L. Agassiz, 1843.

Origine des types. — Les types dont l'origine est connue (L. Agassiz, Recherches sur les Poissons fossiles, t. III, pl. XXVII, fig. 18, 20, 27) proviennent de la Molasse miocène du Wurtemberg.

Lieux de conservation des types. — Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel (Suisse) (1), Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), Musée de Stuttgart, « Musée du grand-duc » (Florence), Collection Klausing (Carlsruhe), Musée de Carlsruhe.

Abréviations : BU = Burdigalien. — V = Vindobonien (= Boldérien).

Gite pléistocène? :

AMÉRIQUE :

Etats-Unis : Californie : Environs de Los Angeles [D.-S. JORDAN et H. HANNIBAL, p. 42 (*H. heteropleurus*)].

Gite pliocène? :

EUROPE :

Italie : Toscane (R. LAWLEY).

Gites miocènes :

EUROPE :

France : Ouest de la France (V). Bassin d'Aquitaine (Bu). Bassin du Rhône et Hérault (Bu, V). Corse (2).

Suisse (Bu, V).

Allemagne du Sud : Pays de Bade (V). Wurtemberg (V).

Autriche : Bassin intra alpin de Vienne. Burgenland.

Hongrie : Comitat de Nograd.

Portugal : Environs de Lisbonne.

Espagne : Catalogne (V) (M. LERICHE, 1910 *a*, p. 474).

Italie : Piémont et Ligurie (Bu, V). Vénétie. Versant adriatique des Apennins : Emilie, Pouilles (V). Calabre. Sicile (V). Sardaigne.

Malte (Bu, V).

AFRIQUE :

Maroc : Région de Rabat (V) (C. ARAMBOURG in G. LECOINTRE, p. 62).

Congo : Enclave portugaise de Cabinda.

Angola : Saint-Paul de Loanda (Bu).

Afrique orientale portugaise : District d'Inhambané.

Madagascar : Région septentrionale (M. COLLIGNON et J. COTTREAU, p. 32).

Egypte : Isthme de Suez (Remanié dans le Pliocène).

AMÉRIQUE :

Etats-Unis : Versant atlantique : New-Jersey, Maryland, Virginie, Caroline du Nord, Caroline du Sud, Floride, Alabama. Versant pacifique : Californie.

Grandes Antilles : Cuba.

Amérique centrale : Panama.

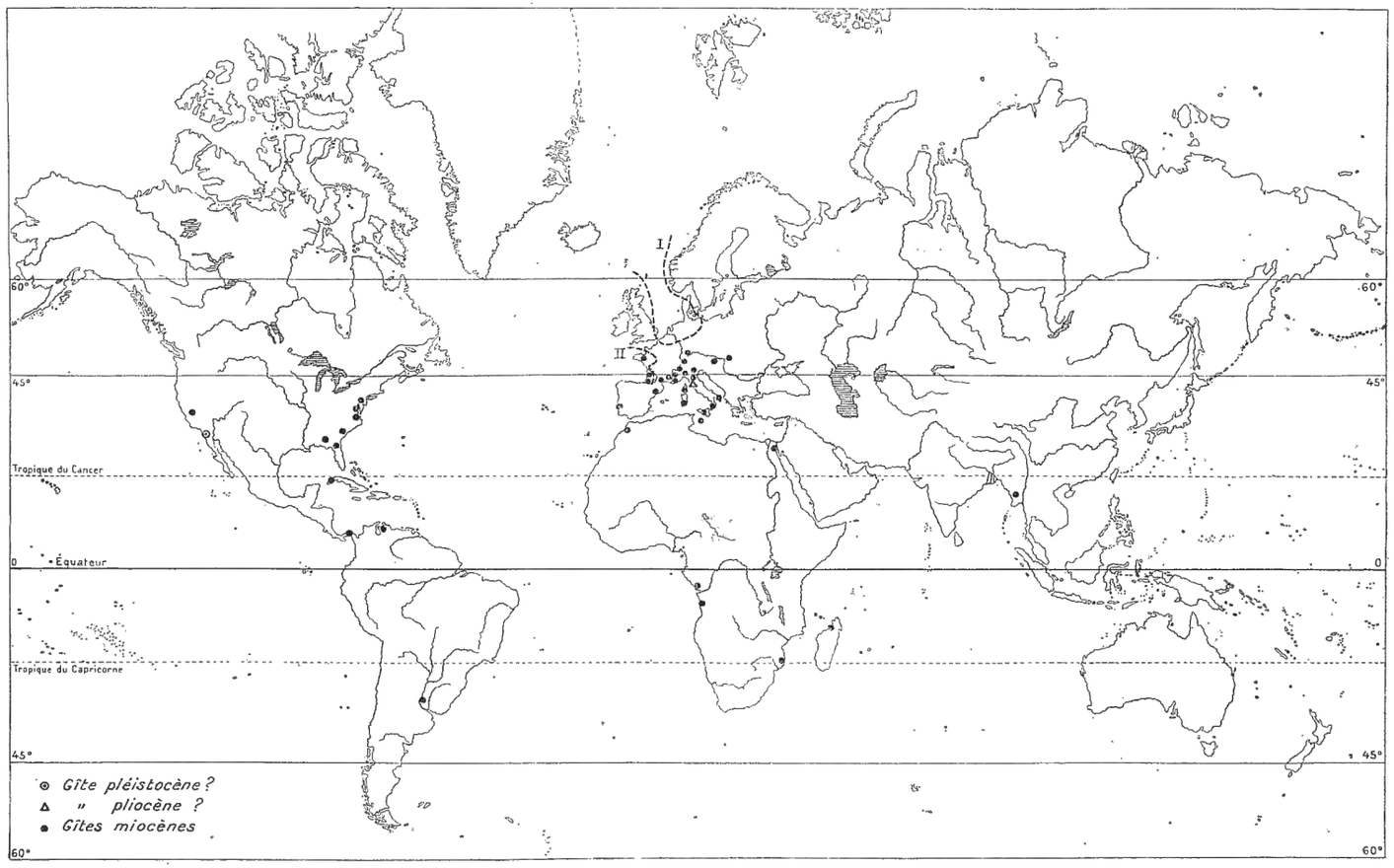
Amérique du Sud : Venezuela : Etat de Falcon (Bu). République Argentine : Parana (Province d'Entre-Rios).

ASIE :

Birmanie (V).

(1) Le type conservé au Musée de Neuchâtel est la dent figurée par L. Agassiz sous le n° 18 [Voir A. JEANNET, Les Poissons fossiles originaux conservés à l'Institut de Géologie de l'Université de Neuchâtel. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles*, t. LII (1927), pp. 116-117; 1928]. Cette dent est indiquée par Agassiz (t. III, p. 238) comme lui ayant été communiquée par « feu M. Schübler » et ayant appartenu au Musée de Tubingue.

(2) D'après des matériaux provenant de Bonifacio et appartenant à la collection Peron (Muséum d'Histoire naturelle, Paris). Espèce déjà signalée en Corse par Locard (1877) et par A.-Smith Woodward (Catalogue . . . ., vol. I, p. 450; 1889).



CARTE N° 10. — Distribution stratigraphique et géographique d'Hemipristis serra.

Les lignes de gros traits marquent les limites de la mer du Nord (I) et du golfe armoricain (II), à l'époque miocène.

ADEMHALINGSMECHANISME BIJ HET REPTIEL *UROMASTIX*

DOOR

Raoul BOELAERT (Gent).

De longenventilatie der Reptielen verschilt van de ademhalings-wijze der Vogels en der Zoogdieren — die door de physiologen het best gekend is — door haar « triphasisme » waarvan de verklaring langen tijd onbekend bleef. Maar ook deze, evenals bij de laatste groepen, geschiedt door een *costaal* mechanisme. Dusdanig onderscheidt zij zich dan ook van de ademhalingswijze, die bij de huidige Amphibieën bestudeerd werd, en waar de inademing in de longen een soort *inslikking* is van buccale lucht, nadat de neusgaten gesloten werden.

Zekere onderzoekers melden ons, dat zij bij sommige Reptielen overblijfsels dezer oude « Schluckatmung » gevonden hebben; maar hun beweringen bleken niet overtuigend : 't is bij voorbeeld een fout, het bestaan ervan te hebben aangenomen bij de schildpadden; HEINEMANN (1877) vermelde er bij Iguana, wanneer de gewone ademhaling van 't dier belemmerd werd door op de flanken te drukken. SIEFERT (1881) en BABAK (1902) beschrijven ze, in uitzonderlijke gevallen, bij Iguana en Lacertilia; maar, gelijk het korte overzicht van BABAK (blz. 847) het refereert, zouden het uitsluitend « opblazende bewegingen » (aufblähende Bewegungen) zijn, die niet tot de longenventilatie zouden dienen, en slechts in zeer anormale omstandigheden, als bij verstikking, voorkomen.

Daarom vind ik het interessant te mogen melden, dat ik, bij het Reptiel *Uromastix acanthinurus*, normale — en veelvuldig naast de costale ademhaling voorkomende — buccale ademhalings-bewegingen heb gevonden, die geheel analoog zijn aan deze van de Amphibieën.

I. — HET BUCCO-PHARYNGIAAL MECHANISME

Het meest opvallende phenomeen van die « Schluckatmung » — dit wat het eerst mijn aandacht op zich trok — is het opzwellen van de romp en het daarmee gepaard-gaande verdwijnen der plooien van de ingekrompen huid, bij een

ADEMHALINGSMECHANISME BIJ HET REPTIEL *UROMASTIX*

DOOR

Raoul BOELAERT (Gent).

De longenventilatie der Reptielen verschilt van de ademhalings-wijze der Vogels en der Zoogdieren — die door de physiologen het best gekend is — door haar « triphasisme » waarvan de verklaring langen tijd onbekend bleef. Maar ook deze, evenals bij de laatste groepen, geschiedt door een *costaal* mechanisme. Dusdanig onderscheidt zij zich dan ook van de ademhalingswijze, die bij de huidige Amphibieën bestudeerd werd, en waar de inademing in de longen een soort *inslikking* is van buccale lucht, nadat de neusgaten gesloten werden.

Zekere onderzoekers melden ons, dat zij bij sommige Reptielen overblijfsels dezer oude « Schluckatmung » gevonden hebben; maar hun beweringen bleken niet overtuigend : 't is bij voorbeeld een fout, het bestaan ervan te hebben aangenomen bij de schildpadden; HEINEMANN (1877) vermelde er bij Iguana, wanneer de gewone ademhaling van 't dier belemmerd werd door op de flanken te drukken. SIEFERT (1881) en BABAK (1902) beschrijven ze, in uitzonderlijke gevallen, bij Iguana en Lacertilia; maar, gelijk het korte overzicht van BABAK (blz. 847) het refereert, zouden het uitsluitend « opblazende bewegingen » (aufblähende Bewegungen) zijn, die niet tot de longenventilatie zouden dienen, en slechts in zeer anormale omstandigheden, als bij verstikking, voorkomen.

Daarom vind ik het interessant te mogen melden, dat ik, bij het Reptiel *Uromastix acanthinurus*, normale — en veelvuldig naast de costale ademhaling voorkomende — buccale ademhalings-bewegingen heb gevonden, die geheel analoog zijn aan deze van de Amphibieën.

I. — HET BUCCO-PHARYNGIAAL MECHANISME

Het meest opvallende phenomeen van die « Schluckatmung » — dit wat het eerst mijn aandacht op zich trok — is het opzwellen van de romp en het daarmee gepaard-gaande verdwijnen der plooien van de ingekrompen huid, bij een

Uromastix, die men op zijn rug legt en een tijdje zacht in de hand vasthoudt (1). Dit opzwellen kan, zooals ik het later nog zal zeggen, het volume van het dier met 120 cm³ vermeerderen. Dit gebeurt dan stootsgewijze, en elk der achtereenvolgende volumenveranderingen is vergezeld van een groote beweging van de keelbodem, en gebeurt in afwezigheid van inademingsbewegingen der ribben. Dit herinnert een verwittigde waarnemer de welbekende inademingsbewegingen der keel en de opzwelling der longen, die, in analoge omstandigheden, bij een pad, als reactie op het drukken op de flanken, waargenomen worden.

Feitelijk bestaat elke keelbeweging in een groote verticale schommeling der trapeesvormige streek, begrepen tusschen de mandibula's, de dikke masseterspieren en het sternum. Maar 't is een zeer gecompliceerde beweging in dien zin, dat de achterste basis van de trapezius een veel grooter verplaatsing ondergaat dan de kleinere voorste basis, en ook, omdat de twee analoge verplaatsingen niet gelijktijdig plaats grijpen, wat een soort schommeling geeft aan de beschouwde streek. Daarbij komt nog dat, gedurende de stijgende phase der schommeling, de middenstrook der trapezius evenals de twee laterale stroken (wederzijds van de achterste hoornen van het hyoidsysteem en de masseters gelegen) naar buiten uitpuilen, klaarblijkelijk wegens een minderen weerstand dezer deelen aan de vermeerdering van druk in de keelholte. Dit laatste verschijnsel toont dus reeds aan, dat de opstijgende phase van de keelschommeling een inslikking is; de graphische methode bewijst nu dat dezelfde phase gepaard gaat met een opzwellen van de romp.

De twee eerste graphieken van het diagramma I, waar, gemakkelijkheidshalve voor de lezer, in een enkele figuur, de gegevens van een groot aantal synchronische krommen samengevat zijn, geven een graphische voorstelling van deze feiten (2) :

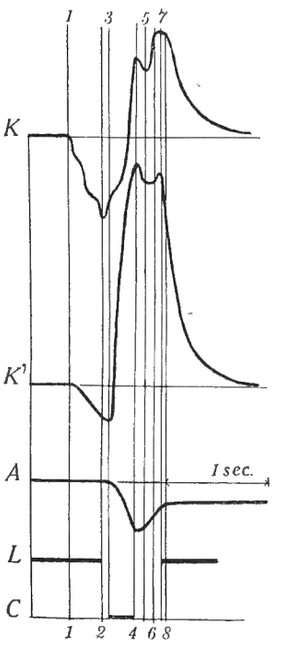


FIG. 1. — Diagramma van het tweede type van het inslikkingsmechanisme : synchronisme der verschillende componenten.

K, de beweging van het centrum der ovaalvormige basis der tong; *K'*, de schommelingen van een punt, insgelijks op de mediale lijn gelegen, en 1 cm. vóór het sternum; *A*, bewegingen van een punt van het abdomen, op de mediale lijn en op de helft der lengte gelegen; *L* en *C*, conventioneele lijnen, die respectievelijk de sluiting van larynx en choanen aangeven. Hoogten 8 maal vergroot.

(1) Er grijpt hier een door reflex ontstane immobilisatie (catalepsie) plaats, waarvan we veelvuldig gebruik gemaakt hebben, om bij een rustig dier verschillende proeven, o. a. inschrijvingen, te kunnen nemen.

(2) Dergelijke schema's bekwamen we door de samenstelling van meerdere identische curven, waarop we min of meer veel synchrone ordinaten hadden aangeduid. We hebben die synchrone punten op rechte ordinaten gesteld, de verticale verplaatsingen brachten we tot een zelfde schaal terug en ook de abcislijn der snelheden tot een voor de lezer gunstige grootte.

Kromme *K* beschrijft de schommeling van een punt op de mediale lijn gelegen van de ovaalvormige basis der tong;

Kromme *K'*, deze van een punt insgelijks op de mediale lijn en 1 cm. voor het sternum gelegen (dus tot de pharynxbodem behoorende).

Wordt er bijgevoegd de graphiek A, die de samenvatting van een aantal curven weergeeft betreffende de beweging van een punt, op de mediale lijn van het abdomen gelegen : dergelijke krommen werden synchroon genomen met de curven *K'*. Deze laatste graphiek geeft dus de inademings- en uitademingsphasen van de longen-ventilatie weer.

Daaruit blijkt dat het stijgen van de keelbodem gepaard gaat met een dalen van het abdomen, t. t. z. een inpompen van lucht in de longen.

Opdat zoo 'n impompen mogelijk zij, dienen de choanen gesloten te worden; want de uitwendige neusopeningen kunnen niet door kleppen dicht gemaakt worden. Immers kan, bij het samendrukken in de bucco-pharyngiale holte der in te slikken lucht, op geen enkele wijze een luchtstoot door de neusgaten aangeduid worden. Dit sluiten der choanen moet dus aan de tong toegeschreven worden. De mogelijkheid daartoe blijkt uit het feit, dat de korte dik-vleezige tong in het monddak past als een positief in een negatief, en uit de nog zeer primitieve toestand van het secundaire monddak (fig. 2).

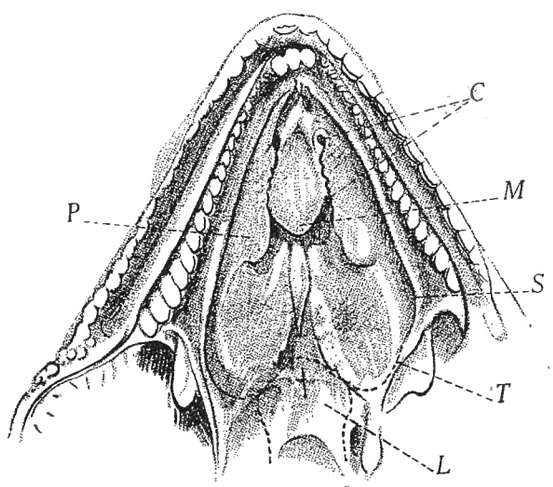


FIG. 2. — *Uromastix acantinurus* : zicht op het monddak. *M*, middelplaat; *P*, processus palatinus; *S*, lipplooi van Busch; gestippelde lijnen : projectie van tong (*T*) en larynx (*L*).

En dat wel werkelijk bij het dier de reflex bestaat, om de tong dicht tegen het verhemelte te brengen, kan men goed merken door het dier de mond open te houden. Men ziet dan dat het vruchtelooze pogingen doet, om deze doelmatige beweging uit te voeren.

Dat nu zoo 'n sluiten der choanen door de tong op het gepaste oogenblik geschiedt, zal de vergelijking van curve *K* en *K'* van figuur 1 ons duidelijk maken : voor het einde der daling van de pharynx-bodem (*K'*, *1-3*), die een aanzuigen van lucht ten gevolge heeft, begint (op ordinaat 2) de basis der tong reeds te stijgen (*K*, *2-3*) (stijging die tegen het monddak eindigt!), alvorens pas de stijging van de meer naar achter gelegen pharynx-bodem komt, die het eigenlijke inslikken van lucht ten gevolge heeft.

Het onderzoeken der menigvuldig genomen graphieken leidde ons tot de ontdekking van *drie typen van inslikkingsbewegingen* : nl. een inslikking die niet door een longen-uitademing gevolgd is; een tweede type, waar wel een longen-uitademing volgt; en een derde type, waar een longen-uitademing de inslikking voorafgaat.

EERSTE TYPE

De inslikking is niet door een longen-uitademing gevolgd.

Dit type kon ik, gelijk de andere, afleiden uit de graphieken, waarvan, in het diagramma van figuur 3, een synthese gegeven wordt.

Men bemerkt op de curve *K'* een eerste phase (*1-2*) die overeenkomt met een opzuigen van lucht in de bucco-pharyngiale holte (« aspiratie » phase bij de

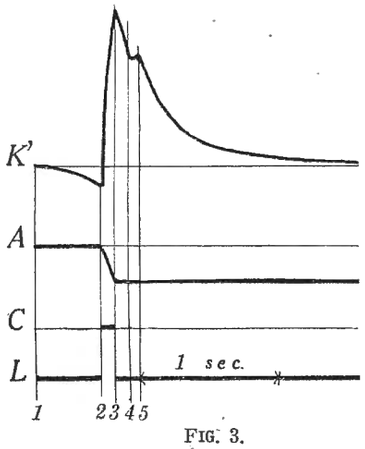


FIG. 3.

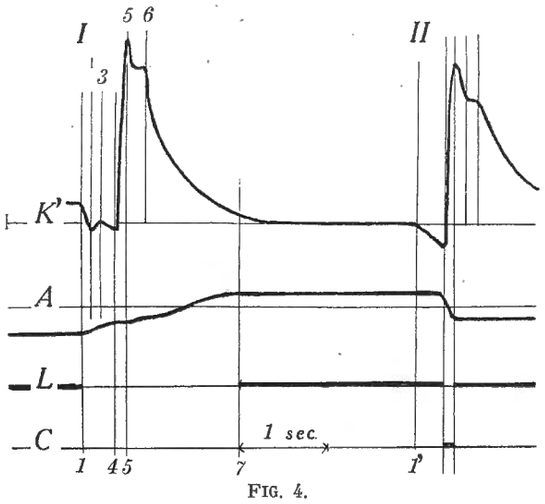


FIG. 4.

FIG. 3. — Verklaring als figuur 1. — Eerste type van het inslikkingsmechanisme. Hoogte 4 maal vergroot.

FIG. 4. — Verklaring als figuur 1. — Derde type van het inslikkingsmechanisme. Hoogte 4 maal vergroot.

Amphibieën!); in *2* begint een snel stijgende beweging (*2-3*), die samenvalt met een opzwellen van de romp (kromme *A*) : de interpretatie der graphieken van figuur 1 legde ons de rol die de larynx en de tong spelen uit.

Op te merken valt dat, bij dit type, het verder verloop der kromme *K'*, na de inslikkingsbeweging, een horizontaal gedeelte vertoont dat, mijns inziens, te wijten is aan een tweede min hevige contractie van een bepaalde spiergroep die, door interferentie met de verslappende spieren, een horizontale geeft (1).

(1) Is deze contractie heviger dan kan ze een tweede stijgen van de keelbodem veroorzaken, wat dan aan de kromme *K'* van figuur 3 een uitzicht geeft als kromme *K'* van figuur 1. Zelfs vindt men zeer hevige dergelijke samentrekkingen die dan ook de keelbodem hooger trekken dan hij het door de eerste contractie werd.

TWEEDE TYPE

De inslikking is wel door een uitademing gevolgd.

Niet altijd sluit de larynx zich onmiddellijk na de inslikking, zoodat, bij het loslaten der spiergroepen van de pharynx-bodem, lucht uit de longen terug keert in de niet meer door de tong geslotene bucco-pharyngiale holte (1).

Eigenaardig is nu, dat, telkenmale een dergelijke luchtstroom van uit de longen door de larynx stroomt, de tweede samentrekking van de keelbodem (fig. 1, *K'*, *5-7*) veel heviger is, zoodanig dat de keelbodem opnieuw naar omhoog getrokken wordt, wat de uitgeademde lucht uit de bucco-pharyngiale holte verdrijft. Deze regeling verbetert aldus de ventilatie dier holte. Een dergelijke bestatiging zullen we nog kunnen maken bij het bestudeeren van het derde type.

DERDE TYPE

Een uitademing is door een inslikking gevolgd.

Op de graphiek A van figuur 4 lezen we dat, in *1*, een longen-uitademing begint die betrekkelijk lang duurt (door het feit dat de larynx zich slechts gering opende). En gelijk wij het reeds zagen bij het bestudeeren van het tweede type, antwoordt ook hier de keelbodem op zijn passieve verplaatsing naar beneden, door een snelle samentrekking (2) (curve *K'*, *4-5*) die de lucht langs de neusgaten verdrijft (want de longen-uitademing wordt er niet door onderbroken!).

Op deze samentrekking volgt dan het verslappen der spieren, gedurende dewelke de longen-uitademing altijd maar voortgaat, tot op het oogenblik (*7*), waar het abdomen ophoudt aan volumen te verminderen, wat moet te wijten zijn aan het sluiten van de larynx (lijn *L*).

---

(1) Figuur 1-A laat ons zien dat van *3* tot *4* de choanen moeten gesloten zijn, daar, bij middel van het naar omhoog toe trekken der keelbodem, lucht in de longen kan gepompt worden. Of nu op *4* de choanen onmiddellijk geopend worden kan men niet zeggen, maar zeker zijn we dat ze open zijn op *5* daar, door het naar omhoog toe trekken der keelbodem (*5-7*), geen lucht in de longen terug keert. Zeker moeten dus de choanen geopend worden tusschen *4* en *5*.

(2) Er is hier een détail die vatbaar is voor twee opvattingen, nl. voor wat de verklaring betreft van de, bij dit type steeds aanwezig zijnde, schommelingen van de keelbodem (*K' 1-4*), die het naar omhoog trekken ervan vooraf gaan! Het geval op zich zelf beschouwd, schijnen ze elastische schommelingen te zijn, die, bij het naar beneden drukken van de keelbodem, door de uit de longen stroomende lucht zouden ontstaan. Houdt men echter rekening met het geheele complex van de bewegingen, dat zoo regelmatig bij een inslikkings-verschijnsel terug keert, dan is men geneigd in die keelbewegingen (curve *K'*, *1-4*) slechts elastische schommelingen te zien van *1* tot *3*, en de tweede daling (*3* tot *4*) als de hier nog bewaarde opzuigende actieve beweging te aanzien. Het passieve gedeelte zou dus van *1* tot *3* strekken, en in *3* zou reeds de keelbodem actief reageeren!

Op te merken valt dat steeds een dergelijke longen-uitademing (die veel min voorkomend is dan de twee vorige typen) door een inslikkingsmechanisme van het eerste type gevolgd is (*II*).

De aandacht dient hier in het bijzonder gevestigd op het feit, dat de longen-uitademing nog voort gaat gedurende het verslappen der spieren, wat de betrekkelijk groote bucco-pharyngiale holte vult met uitgeademde lucht die, alvorens ingeslikt te worden, met een weinig versche lucht wordt vermengd door de opzuigende beweging (*1'*) die de inslikking (*2*) vooraf gaat.

In vele gevallen gebeurt die uitademing niet zoo langzaam, maar zeer snel integendeel (door het wijd open stellen van de larynx) (fig. 5, *9-10*). Dan wordt

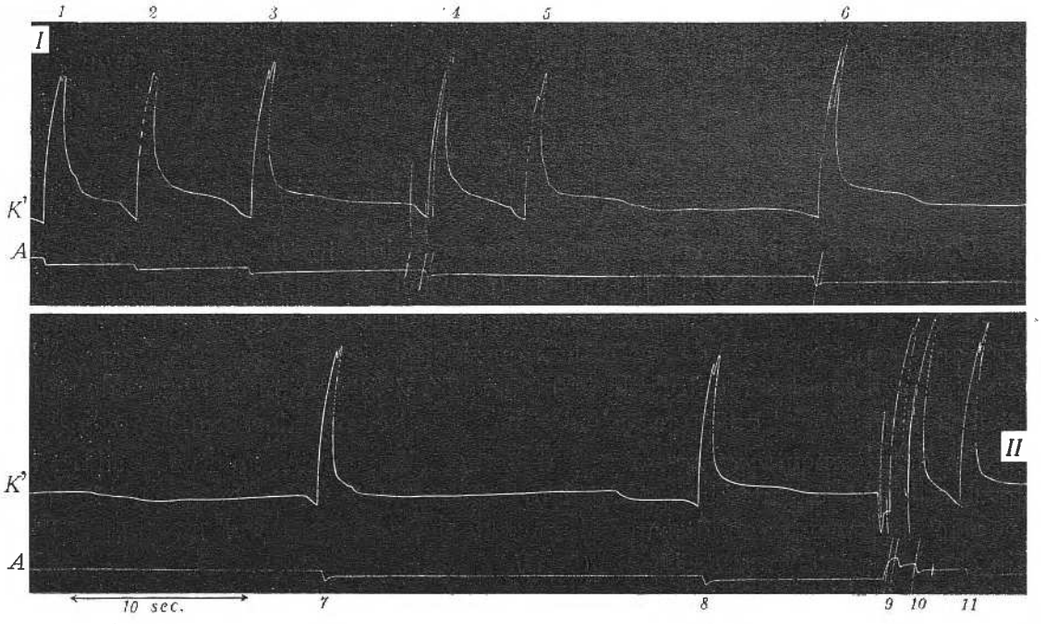


FIG. 5. — Twee opeenvolgende helften van een zelfde graphiek, de curven *K'* en *A* bevattende, die van het type I over II tot III overgaan.
1, 2 = type I; van 3 tot 8 = type II met heviger wordende uitademing; 9 en 10 = type III; 11 en 12 = type II. — Hoogte : voor *K'*, × 3 ½; voor *A*, × 2 ½.

de keelbodem zeer hevig door die luchtstoot naar beneden gedrukt en reageert met een tot twee, soms drie, snel op elkaar volgende inslikkingsbewegingen van een type, dat afhangt van de druk in de longen, en die dit plotselinge drukverval in de longen weer goed maken (1).

In beide gevallen merken we dus dat, gedurende de eerste inslikking na de uitademing, een deel der uitgeademde lucht opnieuw wordt ingeslikt. Pas de volgende inslikkingen zullen versche lucht in de longen aanbrengen.

---

(1) Hier had de keelbodem, gedurende de uitademing, de tijd niet, een keelbeweging ter ventilatie der bucco-pharyngiale holte uit te voeren.

Begrijpelijker wijze zal dit derde type veel min voorkomen dan de twee vorige, nl. slechts wanneer het dier sterk opgezwollen is.

Een dergelijke inrichting laat het dier toe, ineens, een groot deel der sterk opgeblazen longen te ledigen, en daarna van versche lucht te voorzien.

*
* *

De genomen inscripties laten mij toe een zekere regelmaat te ontdekken in het gebruik dezer drie typen van bucco-pharyngiale ademhaling: bij het opzwellen van het dier zijn de eerste inslikkings-bewegingen niet door een uitademing gevolgd, maar die blijven niet lang uit; en zoo bereikt stilaan het dier zijn maximaal volumen, waarop dan ook de uitademing, die vrijwel plotseling gebeurt, de inslikking vooraf begint te gaan (fig. 5). Dit laatste type kan men vroeger verkrijgen door een druk uit te oefenen op de flanken van het dier. Dit beteekent dat de reflex dier verschillende typen van bucco-pharyngiaal ademen zijn oorzaak vindt in de druk die binnen in de longen heerscht.

Allen hebben dus dat gemeen, dat ze de inademing aan een keelbodemcontractie te danken hebben; alleen verschilt bij hen het vroeg- of laattijdig openen of sluiten van de larynx.

II. — DE COSTALE ADEMHALING

Zooals hooger gezegd vinden we bij de Uromastix ook een costale triphasische ademhalingswijze, waarbij dus alleen de thoracale holte van volumen verandert, en waarbij de ventilatie zeer gereduceerd is.

Zoo kon ik, bij een dier dat heelemaal ontzwollen en met gesloten oogen plat op de bodem uitgestrekt lag, vaststellen dat de amplituden der ribschommelingen zoo gering waren, dat het volumen der ingeademde lucht zeker niet de twee cm^3 kon overschrijden. Daarbij merkte ik dat die costale ademhalingsbewegingen in dergelijke gevallen niet door keeloscillaties vergezeld waren, zoodanig dat er vóór de glottis een bucco-pharyngiale holte bestaat met een aanzienlijk volumen (min of meer 4 cm^3), dat als schadelijke ruimte bij de longenventilatie werkt. En houdt men dan rekening met het zeer kleine rhythme dezer ademhalingswijze (min of meer vier maal per minuut), dan blijkt de geringe waarde ervan voor de gaswisseling.

Dergelijke ademhaling kon ik dan ook maar waarnemen wanneer het dier lag te rusten, of wanneer hem de bucco-pharyngiale ademhaling onmogelijk was, als bij het eten; maar dan met een sneller rhythme.

Ook kon ik het dier dwingen volgens een costaal mechanisme te ademen, door het op een staafje hout te laten bijten : plotselinge ontsnappingen van lucht ledigden langzamerhand de longen van het opgezwollen dier (door het open stellen van de larynx). Telkenmale was dit wel van keelcontracties begeleid, maar lucht inslikken ging niet, met een opengehouden mond. Aldus viel het abdomen vol plooien, een korte pauze trad in, en weldra nam het dier een triphasische cos-

tale ademhaling aan, triphasisme waarvan de pauze klein, ja soms tot nul gereduceerd was (t.t.z. diphasisch werd).

Nog te vermelden is dat naast de bucco-pharyngiale- en costale ademhalingswijze, somtijds, maar betrekkelijk zelden, een versmelting van deze beide mechanismen waar te nemen is : nadat een costale inademing de thoracale ribben tot op een zekere hoogte bracht, worden de ribben nog door een drie tot viertal inslikkingen op een hooger niveau geheven. Na een pauze grijpt dan een uitademing plaats en begint die cyclus opnieuw.

Dergelijke manier van ademen kon ik opmerken wanneer het dier plat op de bodem lag met open oogen; maar de minste verontrusting gaf aanleiding tot een zuiver bucco-pharyngiaal mechanisme!

Wanneer gebruikt de Uromastix een of ander dezer verschillende ademhalingsmechanismen?

Een langdurig observeeren an het dier deed mij besluiten dat het eene of andere mechanisme gebruikt wordt naar gelang de activiteit van het dier (dus naar gelang de nood aan ventilatie), en deze laatste wordt sterk door de temperatuur der omgeving beinvloed.

Bij een zeer rustig dier (b. v. bij een temperatuur onder de 25°C, waarbij het gewoonlijk slaapt), vond ik steeds het costale mechanisme, en dit met een rhythme van vier ademhalingsbewegingen per minuut en met een zeer geringe amplitudo, zoodanig dat, naar ik schatten kon, maximaal slechts 2 cm^3 vernieuwd kon worden van de longeninhoud, die op zijn beurt hier sterk gereduceerd was (min of meer 6 cm^3) (1).

Houdt men dan nog rekening met de grootte des bucco-pharyngiale holte (min of meer 4 cm^3), die hier een schadelijke ruimte is voor de longen ventilatie (daar hier de ventileerende keelbewegingen, die zoo veelvuldig bij Reptielen voorkomen, totaal ontbreken), dan blijkt er uit de zeer geringe waarde van het thoracale mechanisme voor de gaswisseling.

Lag het dier, alhoewel nog rustig, met open oogen rond te kijken, dan merkte ik dat het respiratorisch oppervlak der longen vergroot werd door op iedere inademing drie tot vier inslikkingen te doen volgen, waarbij deze in de longen versche lucht brachten.

Verschrikt men dan het dier, of zat het recht op zijn voorste pooten rond te kijken, dan gebruikte het een zuiver bucco-pharyngiaal mechanisme, dat hem toeliet de longeninhoud naar gelang zijn behoefte te regelen.

En wanneer men het dier opjaagt, ziet men het alleen het mechanisme gebruiken dat zijn longen tot een maximum opzwelt. Hooger zegde ik reeds, dat het volumen der longen met 120 cm^3 kan toenemen, wat hun inhoud van 6 op

(1) Gemeten bij een geconserveerd exemplaar.

120 cm³ brengt. Bemerkt men nu dat de oppervlakte dier gladde zakken, zonder alveolen, ongeveer evenredig is met de macht 2/3 van hun volumen, dan kan men berekenen dat zij, bij een maximale opzwelling der longen, ongeveer 7 1/2 maal grooter wordt.

En zoo komt men tot een onverwachte bestatiging : dat, bij Uromastix, het systeem der longenventilatie der Amphibieën voordeeliger uitkomt dan het typische mechanisme der meeste Reptielen.

Waarschijnlijk moeten zich bij deze laatste andere factoren hebben doen gelden : de ontwikkeling der longalveolen, een grootere kracht van 't costaal-apparaat... misschien nog andere, waarop de aandacht der morphologen niet getrokken werd?

Ik heb natuurlijk nagegaan, of een dergelijk mechanisme min of meer bewaard was bij andere Lacertilia, die ik me levend kon aanschaffen.

Eerst en vooral bij andere Crassilingua, wier tong bij het eerste opzicht de mogelijkheid schijnt te bezitten de rol te spelen die ik beschreven heb bij de Uromastix, bleek snel een bucco-pharyngiaal mechanisme niet te bestaan.

Van deze groep heb ik een tweede vorm kunnen onderzoeken, nl. *Agama agilis*; bij dit dier kon ik geen spoor vinden van het inslikkings-mechanisme.

Ook heb ik aan het archaïsch Reptiel, *Sphenodon*, gedacht, bij hetwelk Goeppert (1903, blz. 315) een zeer primitief secundair monddak beschrijft, maar reeds met een ductus naso-pharyngeus : « Zunge und Gaumenbildungen (Gaumenfortsatz und Grenzleisten) dienen gemeinsam zur Begrenzung der Nasen-Kehlkopfbahn ». De tong zou dus door zich tegen het monddak aan te leggen, de choanen hier niet kunnen sluiten.

Anderzijds schrijft Newman (1877, blz. 229) bij een levende *Sphenodon* gezien te hebben, dat gedurende de inademingsbeweging der ribben, terzelfdertijd de bucco-pharyngiale holte aanzienlijk vergroot en met inademingslucht gevuld wordt. Wat opvallend is bij die beschrijving is het synchronisme dier twee bewegingen, dat elke gedachte aan een inslikking uitsluit.

Het is waar, zooals dezelfde schrijver het zegt, dat die schikking het dier toelaat, een aanzienlijke luchtvoorraad onder water mee te nemen; maar, mijns inziens, zou dit een mechanisme vereischen dat de neusgaten sluit! Spijtig dat de staat van het geconserveerde exemplaar, dat onze verzameling bezit, me niet toelaat een dergelijke vraag op te lossen.

Ik zou er nu nog kunnen bijvoegen, dat andere Reptielen die ik levend kon onderzoeken, nl. : *Gecko, Lacerta, Eumeces, Cameleo, Pseudopus*, en andere meer die ik in de dierentuin van Antwerpen ging bekijken, niets van een inslikkingsmechanisme vertoonen.

Bij de huidige stand mijner onderzoekingen, blijft dus de Uromastix de eenige in dit geval.

Laboratorium voor dierkunde, te Gent.

RESUME

Je trouve chez *Uromastix*, conjointement avec le mode costal triphasique, propre aux Reptiles, une ventilation pulmonaire où l'inspiration est obtenue par déglutition d'air bucco-pharyngien, comme chez les Amphibiens. La fermeture des conduits nasaux, indispensable à cette manœuvre, est le fait de la langue, large et charnue, qui s'applique sur la voûte du palais (fig. 2).

Semblable manœuvre, généralement précédée d'une « aspiration » (graphique *K'* des schémas *2* et *3*) est suivie d'une expiration pulmonaire (fig. 1, graph. *A*) ou non (fig. 3), selon que la fermeture du larynx (graphique *L*) se produit après ou avant la fin de la phase inspiratrice. Ces manœuvres répétées peuvent conduire à un gonflement de l'abdomen, qui fait passer le contenu des poumons de 6 à 126 centimètres cubes. Dans un 3e type de manœuvre (fig. 4, *I*) le larynx reste entr'ouvert pendant un intervalle de près de 1 3/4 seconde, et la contraction de la gorge, qui se produit en même temps, ne conduit qu'à la ventilation du grand espace nuisible (3 cm^3) situé devant le larynx.

On peut amener l'animal à respirer selon le procédé propre aux Reptiles, en empêchant l'occlusion des choanes, par la fixation d'un mors entre les mâchoires: on observe alors une respiration costale, qui s'accélère avec les mouvements de l'animal, où, les pauses disparaissant entre les manœuvres, celles-ci deviennent diphasiques; entretemps, des ouvertures répétées du larynx ramènent le volume des poumons à sa valeur réduite.

Il est curieux de constater que le mode costal, qui d'ailleurs ne s'accompagne pas d'oscillations de la gorge, ne s'observe guère que dans les circonstances où les besoins respiratoires sont réduits. Et si l'on remarque que, dans le mode par déglutition, la surface des poumons peut acquérir, par le gonflement de ces organes, une valeur au moins sept fois plus grande qu'à l'occasion de la ventilation costale, on est obligé d'admettre que chez ce Reptile où les poumons sont encore des sacs sans alvéoles, le mode respiratoire propre aux Amphibiens est supérieur au procédé costal, qui a progressé dans le groupe des Reptiles.

BIBLIOGRAPHIE

1877. Heinemann, C., *Ueber die Atmungbewegungen der Reptilien.* Pflügers Archiv, Bd. 15.

1877. Newman, *Notes on the Physiology and Anatomy of the Tuatara.* Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute, vol. X.

1896. Siefert, E., *Ueber die Atmung der Reptilien und Vögel.* Pflüg. Arch., Bd. 64.

1902. Langlois, J. P., *La lutte contre la chaleur chez les animaux poikilothermes.* Compte rendu de la Soc. de Biol., t. LIV.

1903. Göppert, E., *Die Bedeutung der Zunge für den secundären Gaumen und den Ductus naso-pharyngeus.* Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch, Bd. 31, H. 2 u. 3.

1914. Babak, E., *Ueber die Atembewegungen und ihre Regulation bei den Eidechsen (Leguanen).* Pflüg. Arch., Bd. 156.

1914. — *Die Mechanik und Innervation der Atmung.* (Handb. der Vergl. Physiologie, Winterstein), Bd. 1, Reptilien.

LES MODIFICATIONS NUCLEAIRES AU DEBUT DE L'ONTOGENESE D'*ARION EMPIRICORUM* ET LEUR INFLUENCE SUR LE RAPPORT NUCLEO-PLASMIQUE

PAR

H. LAMS (Gand).

L'activité vitale d'une cellule, c'est-à-dire son métabolisme, dépend de son protoplasme. Cependant, dans toute cellule, à côté du protoplasme actif, il existe toujours une quantité plus ou moins considérable de matières de réserve, inertes, ou de parties différenciées que l'on désigne sous le nom de paraplasme. Dans l'œuf, ce paraplasme consiste surtout en produits d'élaboration, de graisses, de glycogène, de boules et plaquettes vitellines, de grains mitochondriaux, de vacuoles remplies de substances nutritives diverses, le deutoplasme ovulaire. Un œuf alécithe n'existe pas; et il est impossible d'estimer avec précision la quantité de protoplasme vraiment actif dans les œufs, qu'ils soient oligo-, pan- ou télolécithes. Le noyau, milieu fermé aux matériaux de réserve, est en équilibre, non seulement avec ce protoplasme actif, qui fournit les éléments de sa croissance, mais encore avec le volume de toute la cellule. Entre le volume cellulaire et le volume nucléaire, il existe une relation constante, le rapport nucléo-plasmique (RNP), que l'on exprime par une fraction dont le numérateur représente le volume du noyau et le dénominateur le volume de la cellule, moins celui du noyau. Dans le cas particulier de l'œuf, ce dénominateur correspond au volume du cytoplasme, plus celui du deutoplasme.

HERTWIG, en 1903, avait défini le RNP, un rapport de masses; mais comme la masse suppose la connaissance de la densité et qu'une évaluation en poids du noyau et du cytoplasme est impossible, à cause du manque d'homogénéité de ces corps, on a le droit de supposer que HERTWIG a obtenu ses résultats en tenant compte des volumes.

En 1923, Le Breton et Schaeffer ont essayé d'établir le RNP en se basant sur des analyses chimiques et sont arrivés à des conclusions intéressantes, mais applicables seulement au développement d'embryons déjà bien constitués (poulet, porc, souris). Les auteurs reconnaissent d'ailleurs (p. 79) qu'« une étude complète des variations du rapport nucléo-plasmatique d'une espèce donnée devrait évidemment s'étendre de l'œuf à l'adulte. Le plan est vaste; les recherches nécessitées par une telle étude doivent être sériées en tenant compte des possibilités expérimentales. On comprend que pour des raisons pratiques, la détermination chimique du RNP soit impossible chez les Mammifères durant la segmentation de l'œuf et l'organogénèse ».

Pendant une courte période de la vie embryonnaire, nous avons essayé, chez *Arion empiricorum* (Fér.), d'établir le RNP de l'œuf, depuis la fin de l'accroissement, pendant la maturation, la fécondation et le début de la segmentation. Dans un travail antérieur (1910), nous avons signalé (p. 104) que, durant la période d'accroissement, le développement du noyau marche de pair avec celui du cytoplasme et que le RNP reste constant. Nous avions établi celui-ci en calculant les volumes respectifs des ovocytes ovariques et de leurs noyaux, nous basant sur la définition de Boveri (1905, Zellenstudien, p. 68) : « Die Konstante, die wir als nicht weiter analysierbar hinzunehmen haben, ist die feste Proportion zwischen Kernmenge und Protoplasmamenge, die Kernplasmarelation. » Erdmann (1908) insistait également sur l'importance de ce rapport entre deux divisions cellulaires : « Die Kernplasmarelation (der Quotient zwischen Kern- und Plasmamassa) wird durch die Assimilation der Zelle während der Zeit, welche zwischen zwei Teilungen liegt, verändert. ». Depuis 1910, quelques travaux sur cette question ont été publiés, mais ils ont trait au RNP pendant la segmentation de l'œuf; il n'en existe pas, à notre connaissance, où l'auteur ait étudié le RNP entre le moment où l'œuf, ayant atteint le maximum de son volume, cesse de s'accroître, et celui où il commence à se segmenter, période où l'assimilation a cessé et pendant laquelle se produisent des modifications nucléaires très importantes qui se succèdent comme suit : vésicule germinative; deux mitoses de maturation; apparition des deux pronucléi; première mitose de segmentation; noyaux dans les deux premiers blastomères. Morphologiquement, ces grands bouleversements nucléaires sont bien connus.

Brachet (1921, p. 65) en apprécie les conséquences dans les termes suivants: « Si petit qu'il soit, l'œuf est toujours une très grosse cellule; son cytoplasme est abondant et, quelle que soit la quantité de deutoplasme qui l'encombre, la masse du protoplasme est beaucoup plus grande que dans n'importe quelle autre cellule du corps. Son noyau, au contraire, est, après la fécondation, un noyau ordinaire qui ne contient pas plus de chromatine qu'un autre, appartenant à un tissu quelconque; en conséquence, il y a dans l'œuf un profond déséquilibre dans la proportion respective des éléments nucléaires et protoplasmiques. Or, dans un organisme adulte, la taille des cellules est une constante, en ce sens

que chromatine et protoplasme s'y trouvent dans des rapports déterminés de proportionnalité. La différence, toujours légère d'ailleurs, qui existe entre les tissus tient aux produits de différenciation inclus dans le corps cellulaire. Quand ces rapports changent de façon appréciable et définitive, la cellule se divise ou elle meurt. Telle est la notion que l'on désigne sous le nom de rapport nucléo-plasmatique (*Kernplasmarelation* de R. HERTWIG et de BOVERI). Nous ne sommes naturellement pas en mesure de l'exprimer en une formule mathématique, — l'application des mathématiques n'est pas encore possible en embryologie, — mais il apparaît cependant avec une netteté suffisante. »

Nous espérons, par le présent travail, prouver qu'une application, même fort discrète, des mathématiques à des faits embryologiques peut conduire à des résultats inattendus. D'autre part, nous avons été vivement impressionné par les critiques de LE BRETON et SCHAEFFER (1923, p. 35). A la fin du chapitre II de leur travail, ces auteurs écrivent : « Nous pensons avoir montré dans ce chapitre ce qu'est, dans l'esprit des morphologistes, le rapport nucléo-plasmatique, la manière imparfaite dont ils l'atteignent et l'intérêt des questions biologiques qu'il pose. L'importance de ces questions est telle qu'aucune imperfection de conception ou de méthode ne parvient à la masquer. » BOVERI, plus encore que HERTWIG, a créé une fâcheuse confusion entre volumes et masses; il est certain que, dans aucun cas, les cytologistes ne possèdent les données nécessaires pour déterminer les masses et que les rapports de volumes devraient s'appliquer à des cellules sans inclusions ni réserves. « Il est regrettable, écrivent LE BRETON et SCHAEFFER, que les morphologistes n'aient pas utilisé plus souvent un autre rapport, accessible à leurs méthodes, et qui a un sens physiologique facile à percevoir : c'est le rapport $\frac{\text{aire de la sphère du noyau}}{\text{aire de la sphère cellulaire}}$. Ce rapport est en relation directe avec les lois qui régissent les échanges entre le protoplasme et le noyau. » Ces critiques sont justifiées et la suggestion est excellente.

Afin d'obtenir des résultats à l'abri de reproches, nous avons fait des mensurations sur des coupes d'œufs d'Arion, fixés et traités de la même façon, tous encore à l'intérieur de l'ovotestis, mais libres dans la lumière des canaux de la glande génitale. Les œufs y prennent une forme d'équilibre qui les rapproche sensiblement de la sphère. Nous avons tenu compte de l'épaisseur des coupes et fait quelquefois des reconstructions graphiques de la série des sections. Nous avons négligé les effets de rétraction dûs à la fixation, la déshydratation, l'enrobage, l'action de ces manipulations s'exerçant également sur tous les œufs d'un même ovotestis. Nous n'avons pas réduit les chiffres obtenus en μ, représentant la grandeur réelle des objets examinés, car il s'agit ici, avant tout, de proportions; les mensurations ont été faites sur des cellules grossies 900 fois.

Rappelons qu'à la fin de la période d'accroissement, l'ovule atteint son plus grand volume et que les deux premiers blastomères, de même grandeur,

ont ensemble une taille égale à celle de l'œuf vierge ou fécondé. Nous n'avons pas continué les mensurations au delà de la première mitose de segmentation, car dès ce moment les cellules deviennent inégales; les unes se divisent plus vite que les autres et la morula se compose de blastomères très inégaux.

Pendant toute la période de son accroissement, le RNP de l'ovocyte reste constant (LAMS, 1910) : on peut donc le considérer comme l'expression de l'équilibre de son métabolisme cellulaire. Cependant, le noyau a déjà subi les remaniements préparatoires à la première mitose de maturation, hétérotypique, réductionnelle (synapsis, conjugaison des chromosomes, etc.); rien n'en reste visible pendant la croissance simultanée du cytoplasme et du noyau. Celui-ci a l'aspect d'un noyau au repos, dans lequel il est impossible de déceler la moindre individualité chromosomique.

Voici le résultat de nos mensurations : l'œuf peut être considéré comme une sphère dont le rayon (R. ov) est 53,7 mm.; le noyau a un rayon (r. ov) de 24 mm. Chaque pronocléus est une sphère dont le rayon (r. pr) mesure 12 mm. Le noyau de chacun des deux premiers blastomères, au maximum de leur croissance, avant le début de la deuxième mitose de segmentation, a un rayon (r. bl) de 12 mm. Dans ces conditions, la surface du noyau de l'ovocyte

$$S\ n.\ ov. = 4\,\pi\,r^2\,ov. = 4\,\pi \times 576 = 7238\ mm^2.$$

La surface de l'ovocyte

$$S\ ov. = 4\,\pi\,R^2\,ov. = 4\,\pi \times 2884 = 36241\ mm^2.$$

Le rapport entre les deux surfaces

$$= RNP\ \frac{S\ n.\ ov.}{S\ ov.} = \frac{576}{2884} = \frac{1}{5}.$$

L'objection de LE BRETON et SCHAEFFER, « que les rapports de volume ne peuvent s'appliquer qu'à des cellules sans inclusions ni réserves », tombe dans le cas présent, car le volume de la cellule (œuf mûr, fécondé ou segmenté en deux blastomères) ne varie pas, malgré qu'il soit bourré de deutoplasme. Ce sont surtout les variations du noyau qui intéressent pendant cette période de la vie de l'œuf. Les volumes respectifs sont

$$V.\ n.\ ov. = \frac{4}{3}\,\pi\,r^3\,n.\ ov. = \frac{4}{3}\,\pi \times 13824 = 57906\ mm^3.$$

$$V.\ ov. = \frac{4}{3}\,\pi\,R^3\,ov. = \frac{4}{3}\,\pi \times 154854 = 648653{,}3\ mm^3.$$

D'où

$$RNP\ \frac{V.\ n.\ ov.}{V.\ ov. - V.\ n.\ ov.} = \frac{13824}{154854 - 13824} = \frac{13824}{141030} = \frac{1}{10{,}2}.$$

Pour chaque pronucléus on obtient :

$$\text{Surface pr.} = 4\,\pi\,r^2\,\text{pr.} = 4\,\pi \times 144 = 1810\ \text{mm}^2.$$

$$\text{Volume pr.} = \frac{4}{3}\,\pi\,r^3\,\text{pr.} = \frac{4}{3}\,\pi \times 1728 = 7238\ \text{mm}^3.$$

Le RNP $\dfrac{\text{S. pr.}}{\text{S. ov.}} = \dfrac{144}{2884} = \dfrac{1}{20}$. Et puisqu'il y a deux pronucléi, mesurés au moment où ils ont le maximum de leur taille, le RNP $\dfrac{\text{S. pr.}}{\text{S. ov.}} = \dfrac{1}{10}$.

Le volume de chaque pronucléus étant

$$\frac{4}{3}\,\pi\,r^3\,\text{pr.} = \frac{4}{3}\,\pi \times 1728 = 7238\ \text{mm}^3,$$

les deux pronucléi ont un volume égal à

$$2\left(\frac{4}{3}\,\pi \times 1728\right) = 14476\ \text{mm}^3.$$

$$\text{Le RNP} = \frac{\text{V. 2 pr.}}{\text{V. ov.} - \text{V. 2 pr.}} = \frac{2\left(\frac{4}{3}\,\pi \times 1728\right)}{\left(\frac{4}{3}\,\pi \times 154854\right) - 2\left(\frac{4}{3}\,\pi \times 1728\right)} = \frac{3456}{154854 - 3456} = \frac{1}{43{,}8}$$

$$\left(\text{soit, en chiffres ronds } \frac{1}{44}\right).$$

CONCLUSION

A la fin de la période d'accroissement, les échanges entre noyau et cytoplasme s'établissent de telle sorte qu'une surface nucléaire égale à 1 correspond à une surface cellulaire 5 fois plus grande [RNP (surf.) = 1/5]. Deux divisions de maturation se succèdent, éliminant une quantité négligeable de cytoplasme; il reste dans l'œuf un peu de chromatine; il y est entré une autre cellule, le spermatozoïde. Deux nouveaux noyaux se sont organisés : leur surface totale ne correspond qu'à la moitié de la surface du noyau ovulaire [RNP (surf.) = 1/10]. Le RNP (vol.) de l'œuf vierge étant 1/10,2, celui de l'œuf possédant deux pronucléi est 1/43,8. Alors que le volume du cytoplasme dans l'œuf vierge exigeait pour les besoins du métabolisme un volume déterminé de substance nucléaire, à ce même volume de cytoplasme dans l'œuf fécondé suffit un volume nucléaire 4,3 fois moindre (43,8 : 10,2 = 4,3).

Chaque pronucléus ayant un volume égal à 7238 mm³, le noyau ovulaire ayant un volume de 57906 mm³, chaque pronucléus ne vaut en volume que 7238/57906 = le 1/8 du noyau ovulaire. Les deux ensemble ne valent en volume que le quart de la vésicule germinative. L'œuf fécondé possède donc une quantité de substance nucléaire qui n'est que le quart de celle de l'œuf vierge.

Il est extraordinaire qu'un fait aussi évident n'ait pas attiré plus tôt l'attention des biologistes (et c'est un reproche que nous nous sommes adressé à nous-même). Il va de soi que nous avons essayé de vérifier l'exactitude de nos affirmations sur d'autres objets que l'Arion; les préparations d'œufs de cobaye, de souris, de rat, de chat et de chauve-souris nous permettent de confirmer nos résultats. Nous avons recherché et trouvé dans la littérature une preuve de la réalité des faits que nous avançons. KOSTANECKI (1898) la fournit par ses dessins, très soigneusement exécutés à la même échelle. Cet auteur a étudié la maturation et la fécondation chez un ver, *Myzostoma glabrum*. Les mensurations faites sur ses dessins démontrent clairement que le noyau de l'ovocyte, avant la première mitose de maturation, est quatre fois plus volumineux que les deux pronucléi pris ensemble. KOSTANECKI semble ne pas s'en être aperçu.

Rappelons ici l'affirmation que l'on trouve exprimée dans la plupart des traités d'embryologie : « Beide Vorkerne sind Halbkerne. » (ZIETZSCHMANN, 1924, pp. 49 et 50). La copulation, c'est-à-dire l'accolement des deux pronucléi, « équivaut à la reconstitution d'un noyau entier aux dépens des deux demi-noyaux mâle et femelle. » (BRACHET, 1921, p. 54, et 1935, p. 60). Tous les biologistes qui étudient la fécondation envisagent, en effet, les noyaux au seul point de vue des chromosomes qu'ils renferment, de leur nombre et de leur origine; ils ne tiennent aucun compte du volume ou de la surface de la masse nucléaire qui vit en symbiose avec le cytoplasme de l'œuf. VAN BENEDEN (1887, p. 28) s'exprime en ces termes : « L'élément nucléaire du zoosperme, aussi bien que l'ébauche du pronucléus femelle, ne sont donc, en se fondant sur le nombre des éléments chromatiques qu'ils représentent, que des demi-noyaux... Les deux éléments représentent ensemble un noyau complet. » En 1883 (p. 527) : « L'œuf pourvu de ses deux pronucléus se comporte comme une cellule unique et la somme des deux éléments nucléaires qu'il renferme équivaut à un noyau simple. La première cellule de l'embryon se trouve donc constituée dès le moment où les deux pronucléus sont formés. » Sans aucun doute, l'œuf fécondé est la première cellule de l'embryon; ses deux pronucléi équivalent à un noyau simple et celui-ci est complet au point de vue du nombre des chromosomes. Mais au point de vue du volume total du caryoplasme, comparé à celui de l'œuf vierge, les deux pronucléi ne valent ensemble qu'un quart de noyau, malgré le nombre normal somatique des chromosomes. DUBREUIL (1929, pp. 11 et 12) écrit également : « Le pronucléus mâle ne vaut que N/2 chromosomes; le pronucléus femelle ne vaut également que N/2 chromosomes. » Mais il s'abstient avec raison de leur accorder la valeur de demi-noyaux : nos mensurations prouvent que ce sont des huitièmes de noyau.

C'est une opinion généralement admise (voir *Traité d'Embryologie* de BRACHET, revu par DALCQ et GÉRARD, 1935, p. 73) que « l'œuf vierge est une cellule géante à rapport nucléo-plasmique très faible. La fécondation relève déjà ce rapport... » Ces deux affirmations méritent d'être soigneusement véri-

fiées. Nous avons constaté que l'œuf vierge d'Arion a un RNP (surfaces) égal à 1/5 et un RNP (volumes) égal à 1/10,2.

D'après Godlewski (1925, p. 40), le RNP (vol.) pour l'œuf d'*Echinus* non mûr = 1/6,6; au moment de la blastula, il est égal à 1/7. Par contre, le RNP (vol.) de l'œuf mûr serait 1/400. Dans un travail précédent (1918), Godlewski arrive aux chiffres suivants, le calcul étant fait pour les volumes du noyau et du cytoplasme seul :

$$\text{Œuf non mûr d'}\textit{Echinus} : \text{RNP} \frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume du cytoplasme}} = \frac{41{,}5}{273} = \frac{1}{6{,}6}.$$

$$\text{Œuf mûr d'}\textit{Echinus} : \text{RNP} \frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume du cytoplasme}} = \frac{1{,}1}{432} = \frac{1}{392}.$$

D'où il conclut (malgré une augmentation extraordinaire et inexplicable du cytoplasme) que le volume de la vésicule germinative s'est réduit de 41,5 à 1,1. Ce dernier chiffre ne représente certainement pas le volume du pronucléus femelle, mais l'amas de chromosomes restant dans l'œuf après la deuxième mitose de maturation. Or, ce conglomérat de chromatine n'est pas un noyau. Godlewski néglige délibérément toutes les autres parties constituantes du caryoplasme et ne fait aucune mensuration de pronucléi.

Il serait exagéré de nier l'importance des chromosomes; mais, dans le noyau, peut-on accorder un rôle primordial à des éléments plutôt passifs, alors que le suc nucléaire constitue vraisemblablement la partie active de l'ensemble? Plus colorables que le reste du noyau, de forme bien définie, les chromosomes ont attiré l'attention au point que beaucoup d'embryologistes en ont fait les supports des caractères héréditaires de la cellule, et il en est qui considèrent un chromosome de forme spéciale comme la cause déterminante du sexe (n'en serait-il pas plutôt l'effet?). Cela rappelle les bioblastes d'Altmann, mitochondries de Benda, qui ont été chargés jadis du fardeau héréditaire du cytoplasme. Ces grains sont aussi beaucoup plus colorables que le paramitome cytoplasmique qui les baigne et il y a des raisons pour admettre que, dans une préparation, « en général, ce qui est le moins vivant se colore le mieux. » (Lams, 1936). Au point de vue héréditaire, les chondriosomes n'ont pas plus de valeur que les chromosomes. Nous partageons complètement l'opinion de Della Valle et de Brachet (1921, p. 45) : « Aucun doute n'est possible : dans une cellule qui n'est pas en division, la chromatine n'affecte pas dans le noyau la forme chromosomiale. Dès lors, cette forme prend la signification d'un état fonctionnel déterminé par certaines influences. Le nombre des chromosomes, leur aspect sont régis par la composition et l'état du cytoplasme dans lequel ils se trouvent (Della Valle). » Nous pouvons même étendre ces conclusions en affirmant que le noyau tout entier est fonction du cytoplasme qui l'entoure : sa forme, ses dimensions, sa structure, la composition chimique de tout le caryoplasme (linine, chromatine, suc nucléaire, nucléoles, etc.) dépendent entièrement du cytoplasme. Non seulement le nombre et l'aspect des chromosomes, mais leur disposition et

leurs déplacements au cours de la mitose sont régis par l'état physico-chimique du cytoplasme. C'est également dans le cytoplasme qu'il faut chercher la cause de la mitose. Au cours de ce phénomène, on voit habituellement disparaître la membrane nucléaire et son contenu se mélanger au cytoplasme; les nucléoles et tous les éléments figurés semblent fondre; seuls apparaissent et persistent les chromosomes qui se divisent. Autour d'eux se reconstitue un noyau : telle est la règle générale. On en a conclu que toute cellule doit contenir un noyau; mais celui-ci ne doit pas nécessairement être visible. C'est ce qui arrive dans les spermatozoïdes vermiformes de *Murex brandaris*. Nous avons constaté (1934) qu'après la dernière mitose des spermatocytes, le caryoplasme reste dissous dans le cytoplasme de la spermatide; les chromosomes finissent par s'y désagréger de telle sorte que le spermatozoïde ne possède pas de noyau reconstitué; celui-ci existe, mais mélangé au cytoplasme, à l'état amorphe.

Nous nous sommes demandé si la quantité de chromatine, le volume total des chromosomes, après une mitose, en général, — et dans le cas de l'œuf d'Arion, après les deux mitoses de maturation, — pouvait avoir une influence sur le développement reconstitutif du pronucléus femelle. Nous savons que le nombre des chromosomes est réduit; après deux éliminations, il ne reste dans l'œuf que le quart (en volume) de la chromatine primitive. Ce quart représente un volume fort petit : on l'a cru suffisant pour reconstituer un demi-noyau. Or, nous venons de démontrer que le pronucléus femelle ne vaut qu'un huitième de noyau. La quantité de chromatine amenée par le spermatozoïde a un volume infiniment moindre que la chromatine femelle. Et cependant, les deux pronucléi ont rigoureusement la même taille. Au moment de la formation du premier fuseau de segmentation, les chromosomes mâles et femelles, en quantité égale, ont certainement un volume total plus grand que la chromatine mâle et femelle au début de la croissance des pronucléi (il y a eu synthèse de chromatine). Et néanmoins, le noyau de chaque premier blastomère a la même taille qu'un pronucléus. Dans la reconstitution du noyau après la mitose, la chromatine semble donc ne jouer qu'un rôle secondaire.

Des expériences de Boveri (1905) ont cependant prouvé que des embryons d'oursin peuvent se développer aux dépens d'un fragment de cytoplasme ovulaire anucléé, fécondé par un spermatozoïde ou d'un œuf parthénogénétique (Le Breton et Schaeffer, 1923, p. 29); dans les deux cas, les larves hémicaryotiques ont des noyaux dont le volume n'est que la moitié de celui d'une larve ordinaire amphicaryotique; mais il y a deux fois plus de cellules et la larve a la même taille que la normale, ou bien il y a le même nombre de cellules et la larve n'a que la moitié de la normale. Des phénomènes analogues ont été observés dans les larves diplocaryotiques, ayant des noyaux dont le nombre des chromosomes est le double de la normale. Dans aucun cas, le RNP n'est troublé. Mais ces conclusions s'appliquent à des gastrulas assez avancées, composées de cellules qui ont dépassé le stade de la segmentation. Ce ne sont plus des blas-

tomères à la recherche d'un RNP normal, mais déjà des cellules somatiques possédant leur RNP définitif; celui-ci reste invariable. Aucune règle déduite des observations concernant la mitose normale n'est applicable à cette période de transition, qui s'étend depuis les mitoses de maturation jusqu'à la fin de la première segmentation.

Après les deux mitoses de maturation, il y a dans le cytoplasme de l'œuf un trouble tellement profond qu'il ne lui est plus possible de régénérer, autour de ce qui reste comme chromatine femelle, un noyau en équilibre avec son volume et sa surface cellulaires. Le spermatozoïde, qui avait subi les mêmes réductions de chromatine, n'est pas en état de compenser cette déficience. Tout ce que le cytoplasme ovulaire est encore capable de réaliser, c'est une synthèse nucléaire qui a la valeur (en volume) de deux huitièmes de noyau. Malgré cette insuffisance de substance nucléaire, qui a comme conséquence un RNP qui exclurait la possibilité d'une mitose dans une cellule somatique ordinaire, l'œuf fécondé se divise; il est vrai qu'il n'augmente pas de volume. L'équilibre du RNP ne sera cependant pas encore réalisé après la première mitose de segmentation : c'est ce que prouvent les mensurations que nous avons effectuées sur les deux premiers blastomères d'*Arion*, au moment qui précède la deuxième mitose de segmentation, quand les noyaux ont leur taille maximale. Ces deux cellules ayant ensemble le même volume que l'œuf fécondé, on peut exprimer le volume de chacune d'elles par la formule

$$\text{Vol. bl.} = \frac{\frac{4}{3}\pi R^3 \text{ ov.}}{2} = \frac{\frac{4}{3}\pi \times 154854}{2} = \frac{648653{,}3}{2} = 324327 \text{ mm}^3.$$

Le volume du noyau du premier blastomère est le même que celui d'un pronucléus, les deux sphères ayant un rayon de même longueur :

$$\text{Vol. n. bl.} = \frac{4}{3}\pi r^3 \text{ bl.} = \frac{4}{3}\pi \times 1728 = 7238 \text{ mm}^3.$$

$$\text{Le RNP } \frac{\text{Vol. n. bl.}}{\text{Vol. bl.} - \text{Vol. n bl.}} = \frac{7238}{324327 - 7238} = \frac{7238}{317089} = \frac{1}{43{,}8} \left(\text{en chiffres ronds } \frac{1}{44} \right).$$

La surface de chaque blastomère est égale à la moitié de la surface de l'œuf augmentée de l'aire d'un cercle (plan de séparation entre les deux blastomères)

$$\text{Surf. bl.} = \frac{4\pi R^2 \text{ ov.}}{2} + \pi R^2 \text{ ov.} = 3\pi R^2 \text{ ov.} = 3\pi \times 2884 = 27181 \text{ mm}^2.$$

La surface du noyau de chaque blastomère est la même que celle d'un pronucléus :

$$\text{Surf. n. bl.} = 4\pi r^2 \text{ bl.} = 4\pi \times 144 = 1810 \text{ mm}^2.$$

$$\text{Le RNP } \frac{\text{Surf. n. bl.}}{\text{Surf. bl.}} = \frac{4\pi \times 144}{3\pi \times 2884} = \frac{4}{3} \times \frac{1}{20} = \frac{1}{15}.$$

Chacun des premiers blastomères contient donc un noyau qui a le 1/44 du volume de son cytoplasme et une surface égale au 1/15 de la surface de la cellule.

Toutes proportions gardées, si l'on compare l'œuf vierge au premier blastomère, on constate que le noyau de ce dernier a un volume plus de quatre fois trop petit (1/10,2 et 1/44) et une surface trois fois trop petite (1/5 et 1/15) pour réaliser le même équilibre que celui qui existe dans l'œuf vierge. Si l'on compare l'œuf fécondé au premier blastomère, on remarque que le RNP, au point de vue volume, reste identique (1/44), mais que le RNP, au point de vue surface, est notablement diminué (1/10 et 1/15).

Godlewski (1918), étudiant le RNP au début de la segmentation, arrive à la conclusion que le passage de l'œuf fécondé au stade de deux blastomères n'est pas accompagné d'un accroissement de l'appareil nucléaire sous le rapport du volume et de la surface. S'agit-il de l'appareil nucléaire représenté par un noyau dans un blastomère ou par les deux, considérés comme un ensemble? Godlewski ne fournit aucune précision à cet égard. Chez *Arion*, la chose est évidente : le diamètre du noyau dans chaque premier blastomère est égal à celui d'un pronucléus; les volumes et les surfaces de ces deux sphères sont donc identiques. Aussi bien pour l'œuf fécondé que pour le premier blastomère, le RNP (vol.) est 1/44, mais le RNP (surf.) pour l'œuf fécondé est 1/10, tandis que pour le blastomère il est 1/15. Si la quantité de matière nucléaire dans les deux cellules est proportionnellement restée la même, au point de vue volume, par contre, dans le blastomère, cette quantité n'équilibre plus, par la surface qu'elle présente au contact du cytoplasme, une surface cellulaire en contact avec le monde extérieur, proportionnellement plus grande (15) que celle qui existe dans l'œuf fécondé (10).

Un tableau comparatif des RNP dans l'œuf vierge, l'œuf fécondé et le premier blastomère rend toutes ces différences particulièrement saisissantes :

RNP, au point de vue volume (en chiffres ronds), dans l'œuf vierge : 1/10,2; l'œuf fécondé : 1/44; le premier blastomère : 1/44.

RNP, au point de vue surface, dans l'œuf vierge : 1/5; l'œuf fécondé : 1/10; le premier blastomère : 1/15.

CONCLUSION

Alors qu'à la surface de l'œuf vierge correspond une surface nucléaire 5 fois plus petite que la sienne, à la même surface de l'œuf fécondé correspond une surface nucléaire 10 fois plus petite; dans le premier blastomère, la surface nucléaire est 15 fois plus petite que celle de la cellule : le RNP, calculé en raison de la surface, révèle donc un déséquilibre très accentué en faveur du cytoplasme. Alors que le volume de l'œuf vierge est équilibré par un volume nucléaire 10,2 fois plus petit, à ce même volume de l'œuf fécondé doit suffire

un volume nucléaire 44 fois plus petit; dans le premier blastomère, également, au volume du cytoplasme correspond un volume nucléaire 44 fois plus petit.

Nous aurions voulu poursuivre chez *Arion* les mensurations des blastomères suivants, aux stades 4, 8, 16, etc... Malheureusement, dès la deuxième mitose, les cellules deviennent inégales; les mitoses se succèdent asynchroniquement, et nous ignorons le nombre des blastomères au moment où le découpage de l'œuf fécondé a pris fin, c'est-à-dire quand la segmentation est terminée. Tous les blastomères de la morula méritent alors le nom de cellules somatiques et celles-ci présentent toutes un RNP normal, que nous pouvons estimer être le même que celui de l'ovocyte au cours de sa période d'accroissement [1/5 (surfaces) et 1/10,2 (volumes)].

Les constatations que nous avons faites n'infirment pas celles qui sont à la base de nos connaissances de l'ontogénèse, c'est-à-dire la succession des phénomènes telle qu'elle a été établie et vérifiée par une génération d'embryologistes; mais, par les nouvelles précisions qu'elles apportent, l'interprétation qu'ils en ont donnée ne semble plus aussi simple qu'ils se l'imaginaient. Il est peut-être prématuré de généraliser les faits que nous avons signalés; nous en attendons la confirmation chez une multitude d'animaux différents.

Nous attirons encore l'attention sur le fait que, dans un noyau, il faut envisager l'ensemble du caryoplasme et ne pas attacher une importance exclusive aux chromosomes. Le nombre de ces éléments présente une fixité relative; mais il est prouvé que si le noyau en possède trop peu, leur nombre peut s'accroître, au cours de mitoses successives, jusqu'à atteindre le chiffre moyen, caractéristique de l'espèce animale en question. S'il y en a trop, le surplus est éliminé au cours d'une mitose; le fait a été prouvé à la suite d'expériences d'hybridation. Ce phénomène de régulation est resté jusqu'ici mystérieux. Sans aucun doute, « il faut, pour qu'une ontogénèse se déroule harmonieusement, que l'œuf fécondé ait un stock de chromosones suffisant; c'est le spermatozoïde qui apporte à l'œuf mûr le complément qui lui est nécessaire. » (Brachet, 1935, p. 67). Nous avons montré que ce stock, réellement nécessaire et suffisant, est englobé dans le cytoplasme ovulaire, au sein de sphères nucléaires, dont la taille ne répond pas à celle dont la même quantité de cytoplasme avait besoin pour vivre avant la fécondation. Ce fait est-il en rapport avec le métabolisme cellulaire? Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible d'en fournir une explication plausible.

Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie de l'Université de Gand.

AUTEURS CITES

BOVERI, Zellenstudien, Heft 5. Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Iena, Fischer, 1905.

BRACHET, Traité d'Embryologie des Vertébrés. Paris, Masson, 1921. Id. (revu par Dalcq et Gérard), 1935.

DUBREUIL, Leçons d'Embryologie humaine. Paris, Vigot, 1929.

ERDMANN, Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. (*Arch. für Zellforsch.*, Bd. 2, 1908.)

GODLEWSKI, Der Eireifungsprozess im Lichte der Untersuchung der Kernplasmarelation bei Echinodermkeimen. (*Arch. für Entw. Mech.*, Bd. 44, 1918.)

— Les échanges nucléo-plasmatiques. (*Réun. plén. Soc. de Biol.*, 24 avril 1925.)

HERTWIG, Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse. (*Biol. Centralbl.*, Bd. 23, 1903.)

KOSTANECKI, Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. (*Arch. für mikr. Anat.*, Bd. 51, 1908.)

LAMS, Recherches sur l'œuf d'*Arion empiricorum* (Fér.). (*Mém. publ. par la Cl. des Sc. de l'Acad. roy. de Belg.*, t. II, 1910.)

— L'amorphisme nucléaire au cours de la spermatogénèse atypique de *Murex brandaris* L. (*C. R. Assoc. des Anat.*, 1934.)

— Étude des caractères permettant de différencier la cellule vivante de celle atteinte de nécrobiose. Livre jubil. en l'honneur du Prof^r M. Athias. (*Arch. port. des Sc. biol.*, 1936.)

LE BRETON et SCHAEFFER, Variations biochimiques du rapport nucléo-plasmatique au cours du développement embryonnaire. Paris, Masson, 1923.

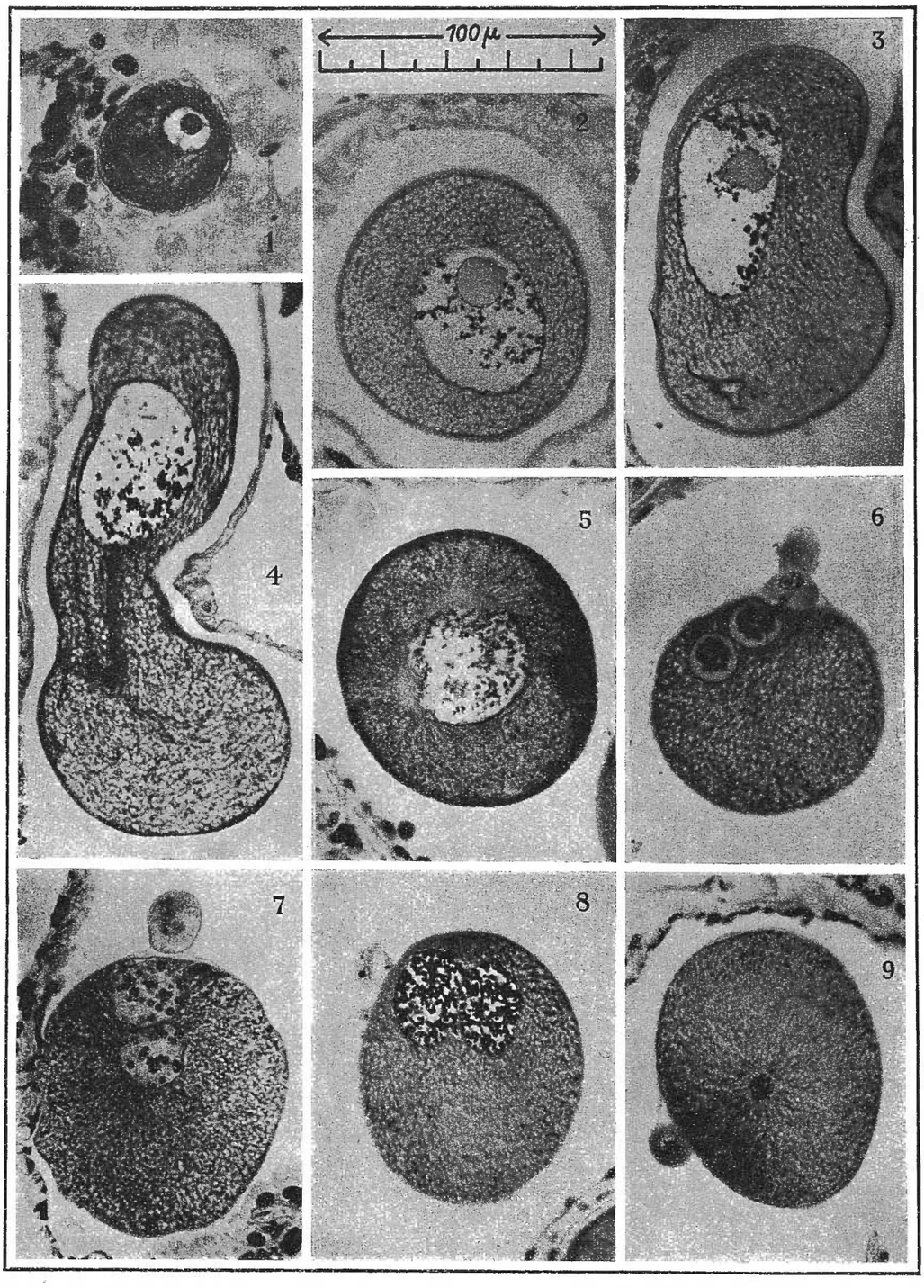
VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation (*Ascaris megalocephala*). (*Arch. de Biol.*, t. IV, 1883.)

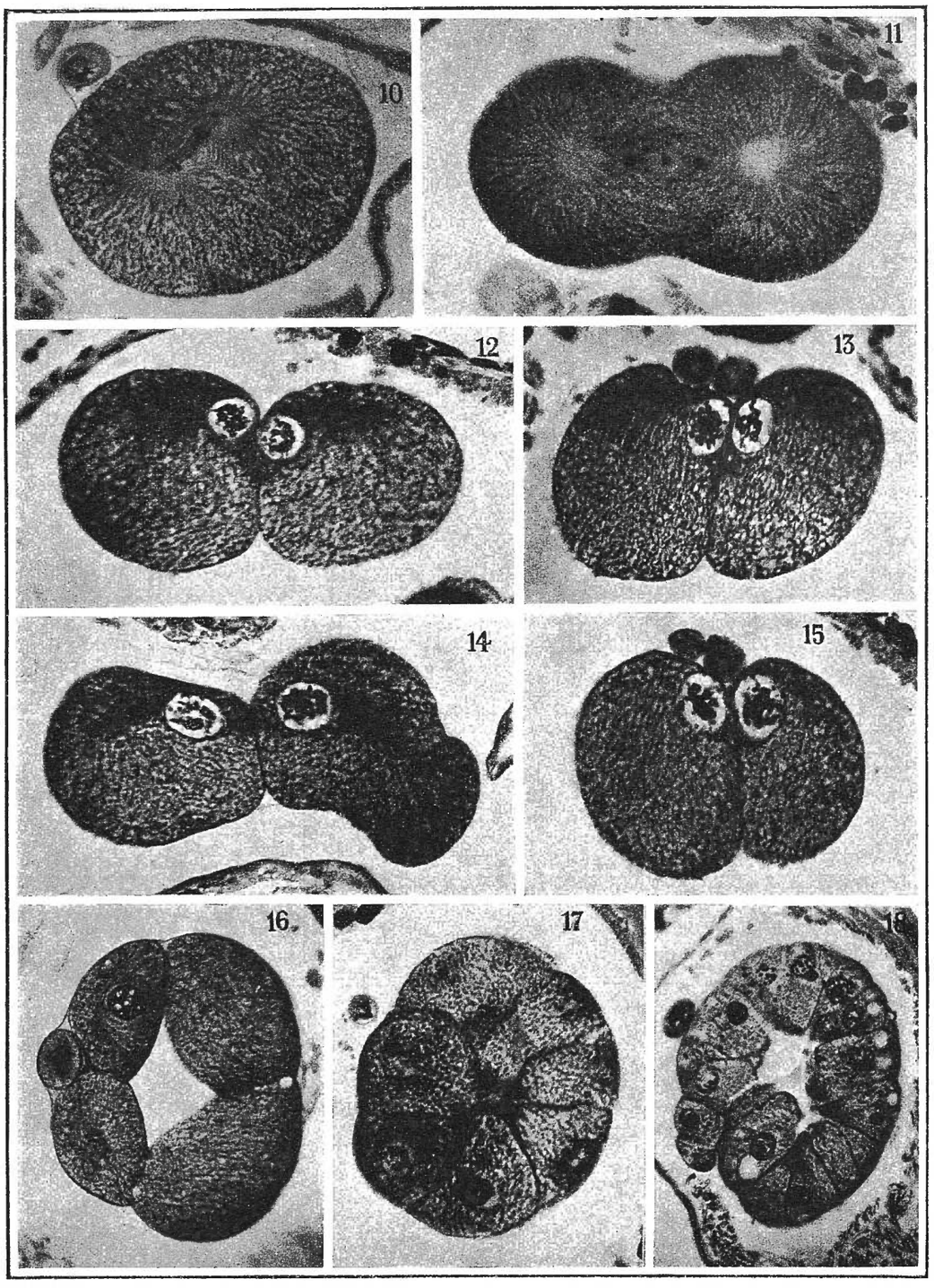
VAN BENEDEN et NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. (*Bull. Acad. roy. de Belg.*, t. XIV, n° 8, 1887.)

ZIETZSCHMANN, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere. Berlin, Schoetz, 1924.

EXPLICATION DES PLANCHES

Les deux planches jointes à ce travail se composent de photographies de coupes d'ovules vierges et fécondés et de blastomères d'*Arion empiricorum*. Malgré les centaines de cellules examinées, il n'a pas toujours été possible de trouver des coupes de sphères (noyau et cellule) parfaitement arrondies et présentant toutes deux leur diamètre maximal sur une même coupe. Il est rarissime d'observer deux blastomères sectionnés au niveau de leur plus grand diamètre et contenant en même temps chacun un noyau coupé exactement en son milieu (photo 12). Nous n'avons pas réussi à trouver une coupe réunissant ces conditions et où les noyaux, au maximum de leur volume, avaient la taille des pronucléi. Lorsqu'il y a quatre blastomères, les chances de trouver sur une coupe les quatre noyaux dans chaque cellule diminuent dans des proportions énormes.


100 μ
1
2
3
4
5
6
7
8
9


10
11
12
13
14
15
16
17
18

Nous nous sommes évertué à photographier, avant tout, les noyaux à l'endroit où ils présentaient leur plus grande surface de section. Le lecteur ne peut donc point, sans commettre d'erreur, mesurer les dimensions du noyau et de la cellule en se servant de nos photographies et établir ainsi un RNP. Il eût été plus simple de faire des dessins de reconstitutions de coupes; les images auraient été fort démonstratives; mais nous avons estimé qu'elles n'auraient pas présenté le caractère documentaire que nous nous efforçons de souligner dans le cas présent.

Nous remercions particulièrement notre assistant, Dr G. VANDEBROEK, qui nous a obligeamment aidé à la confection des négatifs. Aucune photographie n'a été retouchée.

Quelques mots d'explication rendront les images plus compréhensibles.

La photo 1 représente la coupe d'un jeune ovocyte d'*Arion* pendant la période d'accroissement; on y remarque le noyau excentrique contenant un gros nucléole nucléinien; le cytoplasme se compose d'une masse centrale enveloppée d'une couche filamenteuse. Dans les photos 2, 3 et 4 d'ovules à la fin de leur accroissement, le noyau est gigantesque; le nucléole est devenu plasmatique. La photo 4 est un bel exemple de la plasticité de l'œuf : en glissant dans un canal étroit, il devient cylindrique; son noyau se déforme. Collé contre la couche des cellules folliculeuses d'où l'ovule s'est détaché (photo 2, partie supérieure), on distingue la tête punctiforme d'un spermatozoïde, auquel fait suite un fragment de flagelle. Le spermatozoïde pénètre dans l'ovule avant la première mitose de maturation; à deux endroits, dans le cytoplasme de l'ovule de la photo 3, on remarque des filaments enchevêtrés, coupes de la queue du spermatozoïde. L'ovule de la photo 5 contient un noyau à surface bosselée; la coupe passe à travers deux masses protoplasmiques claires adjacentes au noyau et contenant les sphères de la première mitose de maturation. Dans la masse supérieure, on distingue un centriole. C'est à ce moment que le noyau a son plus grand volume. Photo 6 : le premier globule polaire est expulsé; le second est encore attaché à l'œuf, au niveau du pronucléus femelle. Le pronucléus mâle est dans le voisinage immédiat de ce dernier. La photo 7 montre que ces deux pronucléi se sont accrus. C'est au stade représenté dans la photo 8 qu'apparaissent les sphères attractives de la première mitose de segmentation; les membranes nucléaires des pronucléi disparaissent partiellement. Que reste-t-il de ces volumineuses sphères au moment de la mitose? Un amas minuscule de chromosomes, dont la photo 9 donne une vue polaire.

Les photos 10 et 11 montrent deux stades successifs à la fin de la première mitose de segmentation; les noyaux se constituent. Le corpuscule intermédiaire ébauché (photo 11) est encore visible entre les deux blastomères de la photo 12. Les images 12, 13, 14 et 15 représentent deux blastomères dont les noyaux n'ont pas encore atteint leur taille définitive. Dans la photo 16, on voit les quatre premiers blastomères, deux petits et deux grands, délimitant une cavité de segmentation. Cette dernière n'est pas visible sur la photo 17 d'une morula à seize blastomères. La blastula de la photo 18 se compose d'un nombre considérable de blastomères; son volume global n'est pas plus grand que celui d'un œuf fécondé; le RNP normal, propre aux cellules somatiques, n'est pas encore atteint.

STUDIEN ÜBER HETEROSPERME SEEIGELMEROGONE NEBST BEMERKUNGEN ÜBER EINIGE KEIMBLATTCHIMÄREN

VON

SVEN HÖRSTADIUS (Stockholm).

INHALTSVERZEICHNIS

A. EINLEITUNG ... 803
I. Der Kern als Vererbungsträger ... 803
II. Versuche über plasmatische Vererbung ... 805
a) Ueber reziproke Bastardierungen ... 806
b) Versuche mit unvollständiger Ausschaltung ... 808
c) Merogonieversuche ... 809
1. An Echinodermen ... 810
2. An Amphibien ... 813
3. Botanische Merogone ... 814

B. PROBLEM UND METHODIK ... 814

C. VORVERSUCHE MIT VERSCHIEDENEN ARTKOMBINATIONEN ... 822
I. *Sphaerechinus granularis — Paracentrotus lividus* oder *Psammechinus microtuberculatus* ... 822
II. *Psammechinus miliaris — Echinus esculentus* ... 823
III. *Psammechinus miliaris — Paracentrotus lividus* ... 823

D. SYSTEMATISCHE STELLUNG DES *Paracentrotus lividus* UND *Psammechinus microtuberculatus* ... 824

E. DIE NORMALE ENTWICKLUNG DER KÖRPERSTÄBE ... 825
I. *Psammechinus microtuberculatus* ... 825
II. *Paracentrotus lividus* ... 828
III. Vergleich der beiden Arten ... 832

F. HYBRIDEN ... 833
I. *Psammechinus microt.* ♀ × *Paracentrotus liv.* ♂ ... 833
II. *Paracentrotus liv.* ♀ × *Psammechinus microt.* ♂ ... 835

G. Homosperme Merogone 836
I. *Psammechinus microt.* Zytoplasma + *Psammechinus microt.* Kern. 837
II. *Paracentrotus liv.* Zytoplasma + *Paracentrotus liv.* Kern. 839

H. Heterosperme Merogone 839
I. *Paracentrotus liv.* Zytoplasma + *Psammechinus microt.* Kern. 839
II. *Psammechinus microt.* Zytoplasma + *Paracentrotus liv.* Kern. 842

I Keimblattchimären normaler Keime + heterospermer Merogone. 844
I. Präsumtives Ektoderm *Parac.* + Mikromeren aus *Parac.* Zytopl., *Psamm.* Kern. 844
II. Präs. Ektoderm, Entoderm, Mesoderm und sekundäres Mesenchym *Parac.* + Mikromeren /Skelettbildnerzellen/ *Parac.* Zytopl., *Psamm.* Kern... 845
III. Präs. Ektoderm *Psamm.* + Mikromeren *Psamm.* Zytopl., *Parac.* Kern... 845

K. Kritische Besprechung der Ergebnisse der Kapitel E-I. 847
I. Wärmeversuche an *Paracentrotus* 849
II. Beobachtungen an Körperstäben in Halblarven 851

L. Ueber einige Keimblattchimären... 858
I. Meridionalhälften *Psammechinus microt.* + *Paracentrotus liv.* 859
II. Gesamtes präs. Ektoderm *Psamm. microt.* + gesamtes präs. Entomesoderm *Paracentrotus liv.* 861
III. Präsumtives Ektoderm einer Spezies + Mikromren einer anderen. /Versuche mit *Psamm. microt.*, *Parac. liv.*, *Sphaerechinus granularis* und *Echinocardium cordatum* 862
IV. Schlussfolgerungen und Diskussion 865

M. Diskussion der Ergebnisse 869

N. Zusammenfassung 875

O. Literaturverzeichnis 877

A. — EINLEITUNG

Vor einigen Jahren habe ich in einer kurzen vorläufigen Mitteilung (1932) über Vesuche mit heterospermen Seeigelmerogonen berichtet. Diese Larven, die also aus Zytoplasma einer Spezies und Kern einer anderen bestanden, wurden so weit gezüchtet, dass ein Speziesmerkmal zum Vorschein kam. Es stellte sich heraus, dass das fragliche, positive Merkmal durch den Spermiumkern bedingt wurde, aber überraschenderweise auch, dass dieser Charakter ausserdem, obwohl schwächer, durch das Zytoplasma überführt werden konnte. Dieses Ergebnis wollte ich in den folgenden Jahren weiter nachprüfen. Keine andere Artkombination war aber so günstig wie die von mir in Neapel verwendete : *Paracentrotus lividus* und *Psammechinus microtuberculatus*. Inzwischen habe ich in der Literatur einige Angaben gefunden, nach welchen es fraglich scheint, ob der studierte Charakter als artscheidendes Merkmal zuverlässig sei. Hierüber wurden im Sommer 1935 neue Beobachtungen gemacht. Es stellte sich dabei heraus, dass Gebilde, welche dem betreffenden, für *Psammechinus microtuberculatus* kennzeichnenden Merkmal ähneln, unter gewissen experimentell abgeänderten Verhältnissen in Larven von *Paracentrotus* hervorgerufen werden können. Hat es da einen Sinn, die Ergebnisse ausführlich vorzulegen? Ich glaube es, und zwar aus mehreren Gründen. Es steht doch fest, dass die fraglichen Gebilde bei meinen Versuchen in Neapel 1931-1932 unter den damals gegebenen Bedingungen weder in den Kontrollkulturen, noch in den homospermen Merogonen von *Paracentrotus* auftraten, wie sie auch sonst bei guten Entwicklungsbedingen es nicht tun. Deshalb dürften die Versuche doch etwas besagen. Schon die Tatsache, dass es gelang, die heterospermen Merogone zu freischwimmenden Larven zu züchten, die befähigt waren, Nahrung aufzunehmen, scheint mir eine ausführliche Schilderung der Ergebnisse zu rechtfertigen. Dies um so mehr, als entsprechende Versuche bei den Amphibien bis jetzt gescheitert sind. Schliesslich sei daran erinnert, dass viele von den ersten experimentellen Untersuchungen über die Rolle von Kern und Zytoplasma bei der Vererbung an Seeigeln ausgeführt wurden (Boveri, Herbst u. a.). Weitere Untersuchungen an demselben Material dürften vielleicht auch aus diesem Grunde von Interesse sein.

I. — Der Kern als Vererbungsträger.

Die herrschende Auffassung, dass der Kern der Geschlechtszellen und nicht ihr Zytoplasma oder beide, die elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommen überträgt, wurde zuerst durch folgende Erwägungen gewonnen. Die Nachkommen erben im allgemeinen gleich viel von den Eltern, und die beiden Arten von Geschlechtszellen sind gleichwertig betreffs ihres Vererbungsver-

mögens. Da nun bloss die Kerne, und besonders die Chromosomen, im Ei und Spermium einander ähnlich, dagegen die vorhandenen Zytoplasmamengen ungeheuer verschieden sind, und da man in den Reifungsteilungen einen Prozess fand, durch welchen eine Verdoppelung der Vererbungssubstanz bei der Befruchtung verhütet wird, bildete sich die Anschauung heraus, dass nur der Kern, und besonders die Chromosomen, als Vererbungsträger in Betracht kommen könnten. Gegen diese Schlussfolgerungen wurden jedoch mehrere Einwände erhoben, siehe HERBST, 1926, S. 992.

Ausser diesen auf spekulativen Wege gewonnenen Indizien für die Lokalisation der Erbanlagen im Kern liegt auch eine Reihe von experimentellen Beweisen vor. Zuerst sind die von BOVERI und HERBST an Seeigeln angestellten Versuche zu erwähnen. Wenn der Spermakern, statt mit dem weiblichen Vorkern, erst mit einem der Blastomerenkerne verschmilzt, wird ein Teil der Larve haploid, mit nur mütterlicher Kernsubstanz, der andere Teil diploid, mit sowohl väterlicher als mütterlicher Kernsubstanz (BOVERI, 1888). HERBST (1907, 1909, 1912) fand in solchen Bastarden, dass die kleinkernigen, haploiden Teile der Larven rein mütterliche Eigenschaften zeigten, während das Skelett der diploiden Bezirke eine deutliche Bastardnatur hatte. Dieser Versuch beweist, nach HERBST, dass es eben der Kern ist, und nicht die übrigen Teile des *Spermiums*, der als Vererbungssubstanz des Spermiums wirkt, denn das Zentrosoma, das Mittelstück und der Schwanz können aus verschiedenen Gründen nicht in Frage kommen, vgl. HERBST, 1926, s. 1000.

Wir wenden uns nun Versuchen zu, die den Beweis erbringen, dass auch im *Ei* der Kern und nicht das Zytoplasma die Vererbungssubstanz beherbergt. Nach Behandlung unbefruchteter *Sphaerechinus*-Eier mit CO_2 oder NH_3 traten Spindeln, aber nur Monasterbildungen auf. Es konnten Eier mit verdoppeltem oder vierfach vergrössertem Kern entstehen. Nach artfremder Besamung zeigten die Larven eine ausgesprochene Matroklinie. Die väterlichen Chromosomen waren nicht eliminiert worden. Die Verschiebung der Vererbungsrichtung musste also auf der grösseren Menge der mütterlichen Kernsubstanz beruhen (HERBST, 1906, 1909, 1913, 1926; HINDERER, 1914; LANDAUER, 1922). Gelegentlich gefundene Rieseneier, mit sowohl Zelleib als Kern von doppelter Grösse, wurden kreuzbefruchtet (BOVERI, 1914; HERBST, 1914). Die Bastarde waren viel mutterähnlicher als solche aus normalgrossen Eiern, und zwar in demselben Masse wie die obenerwähnten Monaster-Eier mit verdoppeltem Kern. Da nun der Zelleib bei diesen letzteren von normaler Grösse, bei jenen aber verdoppelt ist, die Kerne aber von gleicher (doppelter) Grösse sind, kann daraus gefolgert werden, dass die Vererbungsrichtung durch die Quantität der Geschlechtskerne bestimmt wird. Auch durch einen Vergleich von Bastardlarven aus isolierten Furchungszellen mit gleichgrossen Bastardlarven, welche aus Eifragmenten gewonnen wurden, die erst nach der Isolierung befruchtet wurden, wies BOVERI (1914) nach, dass die Grösse des mütterlichen Zytoplasmas ohne Bedeutung für die Vererbungsrichtung ist, denn in

diesen beiden Fällen wird die Relation von Ei- zu Spermazytoplasma verschieden, während das Verhältnis Eikern : Spermakern in beiden Fällen 1 : 1 ist.

Eine bedeutsame Stütze für die Auffassung, dass die Vererbungssubstanz im Kern zu suchen ist, wird vom Mendelismus und der Chromosomenforschung geliefert, indem wir bekanntlich im Kern morphologische Vorgänge verfolgen können, welche in direkte Beziehung zu dem Erbgang bei Kreuzungen gesetzt werden können.

II. — Versuche über plasmatische Vererbung.

Im Zytoplasma hat man vergebens nach Gebilden gesucht, die, wie die Chromosomen im Kern, die Anforderungen erfüllen, welche man an ein Substrat für mendelnde Faktoren stellen muss. Das eigentliche Zytoplasma, und mit ihm die in ihm liegenden Mitochondrien, wird ja in ungeheuer verschiedenen Mengen auf Eizelle und Spermium verteilt. Wie der Kern durchläuft auch der Golgische Binnenapparat bei der Zellteilung einen besonderen Teilungsvorgang, die sog. Dictyokinese, wobei die netzförmigen Gebilde in kleine Stückchen zerfallen. Die Verteilung dieser kleinen Elemente scheint aber nicht streng gleichförmig zu erfolgen. Ausserdem hat man bei den Pflanzen nicht mit Sicherheit homologe Gebilde nachweisen können, und schliesslich fehlt der Golgiapparat oft bei reifen Spermien (obwohl in den früheren Stadien der Spermienentwicklung vorhanden) (vgl. Jacobs, 1927). Aus diesen Gründen kann auch der Golgiapparat nicht als Träger mendelnder Vererbung in Frage kommen.

Nach alledem, was wir oben angedeutet haben, scheint es also unwiderleglich bewiesen, dass die Vererbung der mendelnden Eigenschaften durch die Chromosomen bedingt ist. Es fehlt aber auch nicht an Angaben, die dem Zytoplasma eine grössere oder geringere Rolle bei der Ueberführung der elterlichen Merkmale zuerteilen. Während die Anhänger des sog. Kernmonopols die Chromosomengarnitur, das Genom (Winkler), als Vererbungsträger ansehen, sprechen andere von einem genetischen Element des Zytoplasmas, dem Plasmon (Fr. von Wettstein) oder den Plasmagenen (Winkler). Wenn von einem Kernmonopol gesprochen wird, kann aber nicht gemeint sein, dass der Kern allein für die Vererbung verantwortlich sei. Der Kern allein kann nichts leisten, das Zytoplasma ist das Substrat, in welchem durch den Einfluss der Kerngene die Differenzierung realisiert wird. Die Bedeutung des Plasmas in dieser Hinsicht wird nun durch den Umstand unterstrichen, dass ein Kern, der in ein allzu fremdes Plasma hineingelangt, nicht einen typischen Ablauf der Entwicklungsvorgänge realisieren kann.

Die Ergebnisse, die eine ev. plasmatische Vererbung zeigen sollen, wurden auf zwei Wegen gewonnen, teils durch den verschiedenen Ausfall reziproker Bastardierungen, teils durch Versuche, den Kern der einen Art und das Zytoplasma der anderen mehr oder weniger auszuschalten.

A) ÜBER REZIPROKE BASTARDIERUNGEN

Nicht immer fallen reziproke Bastardierungen gleich aus. Wenn die Kerne gleich sind, muss die Ursache dazu im Plasma oder seinen Einschlüssen liegen. Wir sehen hier von den Fällen von Scheinvererbung (Correns) ab, wo chemische Stoffe oder Symbionten direkt mit dem Eiplasma auf das neue Individuum übertragen werden. Bei den weiss-grünen Mosaikpflanzen hat Correns (1928) gefunden, dass die Buntheit auf einer direkten Uebertragung von Plastiden, gesunden und kranken, beruhen, oder dass es sich um echte Vererbung handeln kann. Dazwischen stehen aber ausserdem solche Fälle, wo die primäre Ursache der Buntheit wahrscheinlich in einem krankhaften Zustand des Plasmas liegt, welcher direkt weitergegeben wird. Die Plasmawirkung bestünde also hier in einem krankhaften Zustand. Eine angebliche Plasmawirkung auf Plastiden könnte so gedeutet werden, dass die Plastiden, die von der Mutter kommen, nicht unter dem Hybridenkern gut arbeiten können (East 1934).

Unter den Tieren sind nicht viele Fälle von tatsächlicher Plasmawirkung bei reziproken Bastarden bekannt. Kühn (1927) fand aber bei der Schlupfwespe *Habrobracon juglandis*, dass in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen die Pigmentierung ausser von Kerngenen auch von der Beschaffenheit des Zytoplasmas abhängt. Schon früher hatte Goldschmidt (1911-1913, 1924 ausführlich veröffentlicht) Aehnliches betreffs der Raupenzeichnung von *Lymantria dispar* gefunden. Die geographischen Rassen von *Lymantria dispar* sind verschieden. Wenn das Zytoplasma der gekreuzten Rassen gleich ist, mendeln die Eigenschaften, wenn ungleich, zieht das Zytoplasma der Phänotypus in seine Richtung. Auch andere genkrontrollierte, quantitative Eigenschaften, wie die Dauer der Ueberwinterungszeit von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der Larve, die Dauer der Larvenzeit, die Geschwindigkeit der Differenzierung der Gonaden, werden vom Plasma beeinflusst (Goldschmidt). Auch die Geschlechtsbestimmung hängt vom Zytoplasma ab. In Lymantria werden die ♀-Faktoren von der Mutter vererbt; durch Kreuzungsserien konnte Goldschmidt nachweisen, dass dies nicht auf dem Y-Chromosom, sondern auf dem Zytoplasma beruht. Es handelt sich um einen zytoplasmatischen Zustand, der in verschiedenen Rassen ungleich stark ist und deshalb auf die in den Chromosomen gelegenen geschlechtsbestimmenden Faktoren mehr oder weniger stark einwirkt.

Unter den Pflanzen sind viele Fälle von ungleichen reziproken Bastarden beschrieben. Die wichtigsten werden hier kurz gestreift. Ausführlichere, zusammenfassende Darstellungen findet man bei Correns 1928, F. von Wettstein 1927*b*, East 1934 und Goldschmidt 1934.

Eine deutliche Matroklinie, die sich in der Blattbreite, in der Verzweigung, in dem Verhalten der Stengelspitze, in den Blumenblättern und den Antheren sowie im Fertilitätsgrad äussert, wurde bei reziproken Hybriden einiger Epilobium-Arten gefunden (Lehmann, Renner, Kupper, Schwemmle, Geith, Åkermann,

Michaelis, 1933). Aehnliches gilt für Kreuzungen zwischen *Vicia faba major* und *V. f. minor* (Sirks 1931). East (1934) bemerkt jedoch in seinem Referat, dass die erhaltenen Unterschiede nicht als Beweis für eine Plasmenwirkung im Sinne v. Wettsteins gedeutet werden dürfen, und stellt sich in derselben Weise kritisch gegen die Ergebnisse an Epilobium. F. von Wettstein (1927, 1928, 1930) hat Laubmoose bastardiert, und zwar in einer systematisch immer weiter entfernten Serie. Er benutzte weiter die Methode, Teilstücke des diploiden Sporophyten regenerieren zu lassen, wobei eine diploide geschlechtliche Generation entsteht, die ihrerseits nach der Befruchtung einen tetraploiden Sporophyt hervorbringt. Durch mehrmalige Wiederholung dieses Vorganges und durch Bastardierungen konnten Moospflanzen mit den Genomen der Arten in den verschiedensten Mengenverhältnissen und Kombinationen erhalten werden. v. Wettstein kommt zu dem Ergebnis, dass bei den art- und gattungsfremden Bastarden eine grosse Zahl mendelnder Gene und ausserdem ein für jede Art spezifisches Plasmon für die Ausbildung der Merkmale massgebend sind. Die Plasmone machen sich um so mehr geltend, je weiter entfernt die gekreuzten Arten sind. Bei der Kreuzung verschiedener Sippen derselben Art konnte überhaupt kein Einfluss des Plasmons nachgewiesen werden, die Merkmalsausbildung wurde von den mendelnden Genen beherrscht. Bei *Satureia hortensis* und *Cirsium oleraceum* treten sowohl zwittrige als weibliche Pflanzen auf. Correns (zit. nach 1928) wies nach, dass die Zwitter zwittrige Nackkommen geben, die Weibchen nur weibliche. Das Geschlecht folgt der Mutter, obwohl das Chromatin bei fortgesetzten Kreuzungen allmählich ausgetauscht wird, wie andere Eigenschaften zeigen. F. v. Wettstein hat dies durch eine Plasmonwirkung erklären wollen. Es sei darauf aufmerksam gemacht, dass es sich hier um eine Hemmungserscheinung handelt : es dürfte im Zytoplasma ein Stoff vorhanden sein, der die Entwicklung der männlichen Organe verhindert. Eine Plasmawirkung haben auch Chittenden und Pellew (1927) als Erklärung für eine « male sterility » bei *Linum usitatissimum* angenommen. Bei *Nicotiana* hat East (1932) ähnliche Verhältnisse gefunden, und bei zwei Rassen von Mais, aus Peru und U. S. A., konnte Rhoades (1933) konstatieren, dass die Chromosomen der männlich sterilen Rasse gegen solche der fertilen völlig ausgetauscht wurden, und doch diese Pflanzen männlich steril blieben.

Goldschmidt (1933) gibt für die sog. Plasmonwirkungen eine andere Erklärung. Er verneint, dass es Plasmagene gibt, d. h. Erbsubstanzen im Plasma, die als feste Einheiten durch die Generationen hindurch weitergegeben werden und für die Entstehung bestimmter Erbeigenschaften so verantwortlich sind wie sonst die Gene des Kernes. Statt dessen erwägt Goldschmidt die Möglichkeit, « dass zwei Rassen oder Arten nicht in Plasmagenen, sondern in irgendeiner generellen physiko-chemischen Eigenschaft ihres Artplasmas verschieden sind, und dass die Kerngene, auch völlig identische, wenn gezwungen, mit dem fremden Plasma zusammenzuarbeiten, einen anderen Effekt hervorrufen, als mit dem arteigenen. Das spezifische plasmatische Substrat, in dem die Gene ihre determinatorische

Wirkung entfalten, würde also das Endprodukt in irgendeiner Weise spezifisch beeinflussen ».

Ich bin nicht kompetent, über das vorliegende, zum grossen Teil botanische Material ein Urteil zu fällen. Es dürfte jedoch aus dem Obigen hervorgehen, dass das Zytoplasma für die Richtung, in welcher die Merkmale sich ausbilden, nicht belanglos ist. Zugunsten der Goldschmidtschen Auffassung spricht, soweit ich sehe, dass die Verschiebung der Differenzierung nach der plasmatischen Seite hin, jedenfalls oft, durch Hemmungserscheinungen zustande kommt, was also bedeuten würde, dass die fremden Chromosomen sich mit dem neuen Plasma nicht völlig haben auswirken können. So fand F. von Wettstein bei seinem Variieren der Zahl und Art der Genome (vgl. oben), dass die Gen-Wirkung im eigenen Plasma genau der Gen-Menge proportional ist, im fremden Plasma aber die Wirkung ihrer Zahl gehemmt wird. Bei gattungsfremder Bastardierung waren nur diejenigen Nachkommen lebensfähig, die hauptsächlich solche Chromosomen enthielten, welche der Gattung gehörten, die als Mutter diente.

Dieser Umstand, dass Zellen mit nur plasmafremden Chromosomen nicht lebensfähige Individuen geben, ist die Ursache davon, dass die Versuche, ausdifferenzierte Keime mit Plasma einer Art und Kern einer anderen hervorzubringen, bis jetzt gescheitert sind.

B) VERSUCHE MIT UNVOLLSTÄNDIGER AUSSCHALTUNG

Als eine Zwischenstufe, ehe wir zu den Merogonieversuchen kommen, stellen sich die Versuche Harders (1927) an Hutpilzen (*Pholiota*) und Hämmerlings (1934) an der Schirmalge *Acetabularia* dar. Bei den reziproken Bastardierungen variierte die Plasmamenge infolge der gewaltigen Grössenunterschiede der Sexualzellen, während der Chromosomensatz (der Bastardkerne) gleich blieb. In den Versuchen Harders und Hämmerlings wird der Kern der einen Spezies ausgeschaltet, derjenige der anderen wirkt in einem Plasmagemisch beider Arten. In den Merogonieversuchen schliessen wir dann den Kern der einen, das Zytoplasma der anderen Art aus.

Bei der Befruchtung des fraglichen Hutpilzes tritt nicht nur ein Kern, sondern auch Plasma über. Eine Vereinigung der beiden gleichwertigen Kerne findet erst vor der Sporenbildung statt. Durch Abtöten des einen Kernes in dem Bastardmyzel mittels eines Mikromanipulators wurde ein Vegetationskörper erhalten, der aus einem haploiden Kern A und einem Gemisch von Plasma A + B bestand. Die Ausdifferenzierung dieses Myzels ging nach verschiedenen Richtungen hin. Viele Merkmale, wie Sexualität, Schnallenbildung, Fruktifikation und gewisse Farbstoffbildungs- und Hemmungserscheinungen, wurden vom Kern bestimmt. Dieser Versuch ist aber nicht rein, wenn es sich darum handelt, die Entwicklung einer kernbedingten Eigenschaft in einem fremden Plasma zu prüfen, denn es ist ja auch kerneigenes Plasma vorhanden. Sodann wurden, betreffs der Bildung von Pseudoschnallen, Farbstoffen und gewissen habituellen Merk-

malen, Nachwirkungen des Plasmas derjenigen Spezies, deren Kern beseitigt worden war, beobachtet, welche Nachwirkungen aber wieder verschwanden. Schliesslich konnte ein dauernder Einfluss des Plasmas auf den Habitus festgestellt werden. Die Plasmawirkung konnte weitgehend variieren, was darauf zurückgeführt wird, dass die Mischung der Plasmen bei der Befruchtung quantitativ verschieden erfolgen kann. Es wurde aber festgestellt, dass die Entwicklung in der Richtung derjenigen Art gehen konnte, deren Kern fehlte. Die neuen Individuen zeigten also dauernd B-Merkmale, durch das B-Plasma bedingt.

Sehr wichtig sind die Ergebnisse HÄMMERLINGS (1934) an *Acetabularia*. Diese Schirmalge ist einkernig, der grosse Kern liegt im Rhizoid. Kernlose *A. mediterranea*-Stiele wurden auf *A. Wettsteinii*-Rhizoide verpflanzt, und vice versa. In fünf sicheren Fällen wurde von dem kernlosen *medit.*-Transplantat unter Einwirkung des kernhaltigen *Wettst.*-Rhizoids ein typischer *Wettst.*-Hut ausgebildet; in einem sicheren Fall gab die entgegengesetzte Kombination das entstprechende Resultat. Es war vorher durch Regenerationsversuche sowohl mit kernhaltigen als mit kernlosen Stücken (welch letztere sich weitgehend entwickeln und monatelang leben konnten!) festgestellt, dass die Formbildung von Kernstoffen bedingt ist. Besonders einleuchtend sind die Fälle, wo nach der Transplantation von kernlosen *A. medit.*-Vorderenden zuerst *medit.*-Bildungen entstanden (unter Einwirkung der im Plasma mitgeführten Kernstoffe), während später (wenn diese aufgebraucht waren) ein *Wettst.*-Hut unter Einwirkung des artfremden Kernes erzeugt wurde. Hämmerling hält die Möglichkeit für ausgeschlossen, dass diese Differenzierung in lauter *Wettst.*-Plasma erfolgt, das etwa das Plasma des *medit.*-Transplantats verdrängt oder resorbiert hat. Seine Schlussfolgerung ist die, dass der Kern im artfremden Plasma in reiner Form die seinen Potenzen entsprechende Art der Formbildung induziert hat. Es wurde hier, im Gegensatz zu den Ergebnissen HARDERS, kein Einfluss eines Plasmons beobachtet. Hämmerling folgert des weiteren, dass die Kernstoffe Genprodukte sind. Alles, was im Plasma von *Acetabularia* vor sich geht, ist von Genen bedingt, und es liegt kein Grund vor anzunehmen, dass das Plasma von *Acetabularia* als genetisch konstitutives Element aufzufassen sei.

C) MEROGONIEVERSUCHE

In den achtziger Jahren stellte RAUBER (1886) als erster einen Versuch an, um auf einem direkten Wege zu prüfen, wo die Vererbungsfaktoren lokalisiert sind. Er war ein Gegner des Kernmonopols und sprach die Ueberzeugung aus, « dass dem Kern nicht ausschliesslich das Vererbungsgeschäft zufällt, sondern theilweise. Dasselbe gilt von dem Protoplasma. Auch dieses hat theilweise Vererbungsfunctionen. Die totale Vererbung wird aber bewirkt durch beide Theile zusammen, durch den Kern und das Protoplasma. Ich halte somit den Standpunkt für einen einseitigen, der das Ganze der Vererbung allein dem Kern aufbürden will » (a. a. O., S. 170). Er nahm nun mit einer feinen Spritze den Kern eines befruchteten Froscheies heraus und steckte ihn in ein

gleichfalls entkerntes Krötenei ein, und umgekerht. Die Eier entwickelten sich aber nicht weiter, was uns wohl kaum erstaunlich ist.

1. An Echinodermen.

Einige Jahre später stellte sich Boveri (1889) dieselbe Aufgabe, Organismen herzustellen, die aus Kern einer Spezies und Zytoplasma einer anderen zusammengesetzt sein sollten, um dadurch also *direkt* die Frage zur Entscheidung zu bringen, ob der Kern oder das Zytoplasma Vererbungsträger sei. Er ging aber einen anderen Weg als Rauber. Auf Versuche von O. und R. Hertwig (1887) fussend, gelang es Boveri nachzuweisen, dass kernlose Eibruchstücke von Seeigeln nach Befruchtung mit Sperma derselben Spezies sich zu Plutei entwickeln können. Delage (1899) nannte später die Entwicklung eines kernloses Eifragmentes mit nur väterlichem Kern Merogonie. Wenn arteigenes Sperma benutzt wird, sprechen wir von homospermer Merogonie. Nachdem Boveri gefunden hatte, dass gewöhnliche Bastarde *Sphaerechinus granularis* ♀ × *Psammechinus* (*Parechinus*) *microtuberculatus* ♂ betreffs des Skelettes eine zwischen den beiden Eltern stehende Mittelform darstellen, ging er weiter und befruchtete kernlose Eibruchstücke von *Sphaerechinus* mit Sperma von *Psammechinus* (heterosperme Merogonie). Die Eifragmente wurden durch Schütteln gewonnen, und es gelang Boveri nicht, isolierte kernlose Eibruchstücke artfremd zu besamen und zur Entwicklung zu bringen. In den Mischkulturen, durch die Befruchtung sowohl der kernhaltigen als der kernlosen Fragmente erhalten, fand nun Boveri teils Larven, die einen intermediären Typus aufwiesen, teils Plutei von rein väterlichem Aussehen, und er schloss daraus, dass die intermediären aus kernhaltigen Eibruchstücken stammten und folglich als Bastarde anzusehen wären, während die rein väterlichen Formen heterosperme Merogone darstellen müssten. Auch die Kerngrösse der vaterähnlichen Larven sprach zugunsten ihrer Merogonnatur. Hierdurch sollte also bewiesen worden sein, dass die elterlichen Eigenschaften durch den Kern übertragen werden.

Dieses Ergebnis erweckte ein grosses Aufsehen, blieb aber nicht unwidersprochen. Seeliger (1894) fand, dass die von ihm in Triest gezüchteten Barstarde derselben Arten neben intermediären Formen auch ein rein väterliches Skelett haben konnten. Die von Boveri als Merogone gedeuteten Plutei könnten also in der Tat ebensowohl Bastarde sein. In derselben Richtung ging eine Untersuchung Morgans (1895). Boveri erwiderte in einer ausführlicheren Arbeit (1895), hierzu, dass er in Neapel immer nur intermediäre, keine rein väterlich aussehenden Bastarde erhielt. Dies könnte dadurch erklärt werden, dass der Unterschied zwischen den beiden Larvenarten in Neapel viel grösser als in Triest sei (a. a. O., S. 434). Die Kerngrösse wäre ein genügendes Kriterium für die Beurteilung der Merogonnatur einer Larve.

Die Gegner des Boverischen Standpunktes brachten neue Beweise, dass die Bastarde rein väterlich aussehen können, und zeigten ausserdem, dass artgleich befruchtete Keime stark variieren können, wodurch z. B. in extremen Fällen

Psammechinus- oder *Paracentrotus*-Plutei auf Grund des Auftretens überzähliger Stäbe den *Sphaerechinus*-Larven gleichen oder, umgekehrt, die letzteren infolge des Fehlens gewisser Stäbe sich dem einfacheren Typus der erstgenannten nähern können (SEELIGER, 1896, STEINBRÜCK, 1902).

VERNON (1900) fand, dass die Bastarde im Sommer dem *Sphaerechinus*-Typus näher stehen als im Winter, und schrieb dieses Verhalten dem verschiedenen Reifungsrad der Geschlechtszellen zu. HERBST (1906) sprach der Temperatur in der fraglichen Hinsicht eine direkte Rolle zu, während KÖHLER (1914, 1916) wieder das Hauptgewicht auf den Reifungsgrad der Gameten legte.

Volle Klarheit in der strittigen Frage, ob Boveris « Organismen ohne mütterliche Eigenschaften » wirklich als heterosperme Merogone zu betrachten wären, wurde durch eine posthume Schrift BOVERIS (1918) gebracht, in welcher er nach sehr eingehenden Untersuchungen seine früheren Ergebnisse als unrichtig stempelt und die damaligen Versuchsfehler analysiert.

Es stellte sich heraus, dass echte heterosperme Merogone *Sphaerechinus* Zytoplasma + *Psammechinus* oder *Paracentrotus* Kern sich nicht weiter als bis zum Anfang des Gastrulastadiums entwickeln können. Die von BOVERI als heterosperme Merogone bezeichneten Larven hatten in der Tat mehr oder weniger von dem weiblichen Kern enthalten. Dies wurde folgendermassen erklärt. Erstens kann die Kernmembran oft durch das Schütteln zersprengt werden und der Kernsaft in das Zytoplasma hinaustreten. Der chromatische Bestandteil bleibt als ein winziges, unregelmässiges Häufchen liegen, das aber im lebenden Ei nicht sichtbar ist. Eibruchstücke, die als kernlos beurteilt werden, können also in der Tat die volle Chromosomengarnitur enthalten, und BOVERI glaubt, dass « das Chromatin eines durch Schütteln aufgelösten Kerns in der gleichen Weise wie das eines intakten Eikerns die zur Mitose führende Metamorphose erleidet, so dass alles Weitere normal verläuft » (a. a. O., S. 423). Hieraus erkläre sich, dass als Merogone betrachtete Larven jetzt bei den erneuten Versuchen in der Tat oft einen Kern von normaler Grösse, also nicht halber Grösse besässen, und ausserdem, dass sich diesmal neben den rein väterlichen Plutei auch solche vorfänden, die intermediäre Formen darstellten. Die angeblichen Merogone verhielten sich also wie die von Seeliger u. a. gezüchteten echten Bastarde und seien als solche anzusehen.

Zweitens sei es möglich, dass beim Schütteln ein kleines Stück der im vorigen Absatz erwähnten chromatischen Bestandteile des Kernes losgerissen wird und in ein als kernlos bezeichnetes Fragment gelangt, wo es genügen kann, um mütterliche Eigenschaften überzuführen.

Drittens kämen mitunter Eier mit Partialkernen vor, welche auf die Weise entstehen, dass sich nach der letzten Reifeteilung aus den Chromosomen Kernbläschen bilden, die sich nicht alle zu einem einheitlichen Kern vereinigen, sondern Partialkeime ergeben, die dauernd selbständig bleiben. Solche Partialkerne seien leicht zu übersehen, besonders wenn der Kernsaft infolge des Schüttelns ausgetreten ist.

Boveri kommt nun zu dem Schluss, dass die von ihm 1889 beschriebenen Larven ohne mütterliche Eigenschaften der zweiten oder dritten Kategorie angehörten, denn erstens können wirklich kernlose *Sphaerechinus*-Fragmente sich mit *Psammechinus*- oder *Paracentrotus*-Sperma nur bis zum Anfang des Gastrulastadiums entwickeln, zweitens wurde gefunden, dass zwar die Kerne in einem Fragmentpluteus, der sich aus einem als kernlos isolierten Bruchstück entwickelt hat, kleiner als diploide waren (welcher Umstand zu der Beweisführung 1889 beigetragen hatte), aber nicht im Verhältnis 1 : 2, wie zu erwarten wäre, sondern etwa 6 : 8 oder 6 : 9. Sie waren also zu gross, was durch die Vereinigung des Spermakerns mit einem losgerissenen Kernstück oder einem Partialkern erklärt wird.

Die Methode, durch Schütteln erhaltene Fragmente auszusuchen und zu befruchten, sei also nicht zuverlässig. Dagegen meint Boveri (1918, S. 430), wenn eine in der fraglichen Weise erhaltene Larve Kerne aufweist, die sich in ihren Oberflächen zu den Kernen von Larven aus kernhaltigen Fragmenten oder ganzen Eiern wie 1 : 2 verhalten, so könne die Kernlosigkeit jenes Fragments als über jeden Zweifel sichergestellt gelten. Boveri stützt sich dabei auf seine früheren eingehenden Untersuchungen (1905). Ich meinerseits bewzeifle indessen, ob diese Kombination der Methoden einwandfrei ist. Die Grösse der von Boveri abgebildeten Kerne variiert ziemlich stark innerhalb jedes Individuums, und in einer früheren Arbeit (1901*b*, S. 166) hat sogar Boveri selbst auf die erhebliche Variabilität der Kerngrösse hingewiesen. Aus diesem Grunde scheint es mir schon schwierig, Masse zu erhalten, die so exakt sind, dass sie etwas über die gewiss sehr geringfügigen Grössenverschiebungen aussagen können, die entstehen dürften, wenn z. B. nur ein einziges Chromosom sich mit dem männlichen Kern vereinigen sollte. Des weiteren hat Seeliger (1894, S. 213; 1896, S. 511) den Nachweis geführt, dass die Kerne gleichaltriger Bastardlarven, die aus ganzen kernhaltigen Eiern hervorgegangen sind, in ihren Grössen überaus variieren, und dass die Unterschiede im Volumen der Kerne bei verschiedenen Larven häufig mehr als das Doppelte betragen. Ausserdem hat Morgan gefunden (1894), dass die aus kernhaltigen Eifragmenten gewonnenen Furchungsstadien kleinere Kerne besitzen als die gleichwertigen aus ganzen Eiern stammenden Stadien, und dass demnach eine Abhängigkeit der Kerngrösse von der Zellgrösse besteht. Schliesslich hat es sich herausgestellt, dass die Kerngrösse von äusseren Umständen, z. B. der Temperatur, direkt abhängig sein kann (Marcus, 1906; Erdmann, 1909; Godlewski, 1908; Köhler, 1912 u. a.). Aus alledem dürfte hervorgehen, dass die Kerngrösse allein kaum als ein zuverlässiges Beweismittel betrachtet werden kann.

Bei den miteinander näher verwandten Arten *Psammechinus* (Zytoplasma) und *Paracentrotus* (Kern) erhielt Boveri (1914, S. 433) eine geringe Zahl von Zwergplutei, die kürzer und plumper als diejenigen aus kernhaltigen Fragmenten waren, und die er nach Kerngrösse und Zellenzahl als unzweifelhafte Merogone bezeichnet. Er meint aber, dass sie betreffs der Lokalisation der Erbfaktoren

nichts besagen können, weil er kein einziges durchgreifendes Merkmal anzugeben weiss, durch das sich ein *Paracentrotus*-Pluteus von einem *Psammechinus*-Pluteus unterscheiden liesse. Haben wir hier mit echten Merogonen zu tun, was mir im Hinblick auf meine unten zu besprechenden Ergebnisse nicht unmöglich scheint, so würde damit bewiesen sein, dass ein Kern wenigstens bis zum Pluteusstadium mit artfremdem Zyoplasma zu arbeiten vermag. Aber anderseits muss angesichts der im vorigen Absatz gestreiften Fehlerquellen betont werden, dass auch hier eine Täuschung vorliegen kann. Es kann gar nicht mit Sicherheit behauptet werden, dass Boveri hier echte Bastardmerogone vor sich gehabt hat. Auf die Boverischen Ergebnisse an *Psammechinus* und *Paracentrotus* kommen wir weiter unten zurück (S. 857).

Auch andere Forscher haben Merogonieversuche an Seeigeln angestellt. Taylor und Tennent (1924) erhielten von 49 mit *Tripneustes*-Sperma befruchteten kernlosen *Toxopneustes*-Bruchstücken nur 15 Keime, welche die Furchung anfingen, und nur einer von ihnen erreichte das Blastulastadium, konnte aber nicht gastrulieren. Fry (1927) bekam von 869 merogonischen Bastarden *Echinarachnius* Zpl+*Arbacia* Kern nur 46 Blastulae, die auch nicht gastrulieren konnten, während die echten Bastarde Plutei gaben. Ethel Browne Harvey (1933) zentrifugierte Seeigeleier in einer Mischung von Seewasser und isotonischer Zuckerlösung. Die Eier bleiben während der Zentrifugierung in diesem Medium schwebend, wurden allmählich gestreckt und schliesslich geteilt. Der Kern näherte sich dem einen Pol und kam, nach Ansicht der Verf., ungeteilt in das eine Fragment zu liegen. Sowohl die kernhaltigen als die kernlosen Fragmente konnten sich nach Befruchtung entwickelen, die letzteren also merogonisch. Die besten Ergebnisse mit artfremder Befruchtung wurden mit *Sphaerechinus* ♀ und *Paracentrotus* ♂ erzielt. Einige von diesen merogonischen Bastarden, die also aus kernlosen Fragmenten stammen sollten, differenzierten sich zu Plutei mit Skelett und lebten sieben Tage. In Anbetracht der Erfahrungen von Boveri un mir (S. 822), dass echte Merogone dieser Kombination in der Tat nicht entwicklungsfähig sind, glaube ich, dass mit grosser Bestimmtheit gesagt werden kann, dass die fraglichen Keime mehr oder weniger von dem mütterlichen Chromatin besessen haben müssen. Es kann sich also hier nicht um völlig kernfreie Eifragmente handeln, die Keime müssen mehr den Charakter von Hybriden als von Merogonen haben.

Betreffs der vier angeblichen Bastardmerogone *Psammechinus-Antedon*, welche Godlewski (1906) nach ausgedehnten Versuchen mit der Schüttelmethode erhielt und welche das Gastrulastadium erreichten, sei an den sicher berechtigten Einwand Boveris (1918) erinnert, dass das mütterliche Kernmaterial hier wohl nicht völlig entfernt worden war. Wir hätten also vielmehr mit einem Bastard zu tun.

2. An Amphibien.

An Amphibien sind Merogonieversuche mit der Spemannschen Schnürmethode (Spemann 1914) von Baltzer ausgeführt worden. Das *Triton*-Ei nimmt

normalerweise mehrere Spermien auf (physiologische Polyspermie). Wird ein solches Ei mittels einer feinen Haarschlinge in der Weise in zwei Hälften geschnürt, dass ein überzähliger Spermakern in die eine Hälfte, der Kopulationskern in die andere gelangt, so kann sowohl die haploide als die diploide Hälfte die Entwicklung beginnen. Die Differenzierung solcher haploiden Keime, die artfremd besamt wurden und infolgedessen also heterosperme Merogone darstellen, ist von BALTZER (1920, 1922, 1930, 1933) und seinem Mitarbeiter HADORN (1930, 1932, 1934, 1935) näher verfolgt worden. Die ersten Entwicklungsschritte werden normal ausgeführt. Auf einer bestimmten Entwicklungsstufe, für jede Artkombination verschieden, tritt aber ein Stillstand ein, der darauf zurückzuführen ist, dass die Kerne des Kopfmesenchyms erkranken. Die Merogone *Triton taeniatus* Plasma + *cristatus* Kern gaben das Augenblasenstadium, die Kombinationen *taeniatus* + *alpestris* und *taeniatus* + *palmatus* brachten es noch wesentlich weiter, so dass, im letzten Fall, sogar Extremitätenbuckeln angelegd wurden. Da beim Absterben der Merogone infolge der Erkrankung des Kopfmesenchyms die anderen Gewebe gesund waren, wurden Stücke von ihnen in normale Keime übergepflanzt (BALTZER 1930), wo sie sich weiter entwickeln konnten. HADORN (1930, 1932, 1935) hat nun die verschiedenen embryonalen Organbezirke einzeln auf ihre maximale Entwicklungsleistung geprüft. Stückchen der Merogone *palmatus* Plasma + *cristatus* Kern wurden ortsgemäss in *palmatus*-Keime implantiert. Die transplantierten bastardmerogonischen Gewebe konnten ganz wesentlich über das Maximalalter des Ganzmerogons hinaus gezüchtet werden. Die verschiedenen Organbezirke zeigten eine abgestufte Entwicklungsfähigkeit, am geringsten war sie für das Kopfmesenchym, am höchsten für Epidermis und Muskulatur. Die Entwicklung ging aber nicht bis zum Hervortreten der Speziesmerkmale.

Bastardmerogone von Amphibien wurden auch mit einer anderen Methodik von G. und Paula Hertwig hergestellt. Durch Radiumbestrahlung wurde der Eikern entwicklungsunfähig gemacht und das Ei danach artfremd besamt. Die Ergebnisse stimmten mit denen Baltzers überein (Lit. bei SCHLEIP, 1929, S. 723).

3. Botanische Merogone.

Betreffs botanischer Merogone verweise ich auf die Zusammenstellung von EAST (1934). Sie wurden nicht durch Fragmentierungen o. dgl. hergestellt, sondern durch Kreuzungen, und in einigen Fällen (Vicia-Lens, Crepis, Nicotiana) wird angegeben, dass danach nur die Chromosomen des Vaters erhalten blieben. Die Merkmale sollten mit der Spezies übereinstimmen, welche das Pollen geliefert hatte.

B. — PROBLEM UND METHODIK.

Da es also nicht gelungen war, weder bei den Seeigeln noch bei den Amphibien heterosperme Merogone mit entwickelten Speziesmerkmalen zu erzeugen, stellte ich mir schon 1926 die Aufgabe das Problem auf einem anderen Wege

anzugreifen. Ich ging von dem folgenden Gedanken aus. In den bis jetzt untersuchten Merogonen war der artfremde Kern immer haploid. Vielleicht wäre es möglich, dass ein diploider artfremder Kern in einem entkernten Ei mehr leisten konnte als die haploiden es getan hatten? Es ist ja bekannt, dass polyploide Individuen oft grösser und kräftiger als diploide sind. Anderseits war es jedoch wahrscheinlich, dass die Ursache der mangelhaften Entwicklung der heterospermen Merogone nicht eben in der Haploidität, sondern in anderen Umständen zu suchen sei. Ein Versuch in dieser Richtung schien mir indessen wünschenswert. Die Methode wurde folgendermassen geplant.

Rieseneier, durch die Verschmelzung von zwei Eiern entstanden, sind ja bei den Seeigeln mehrmals beobachtet worden. Da ich eben eine Methode zur Transplantation von Seeigelblastomeren ausgearbeitet hatte (1928), dachte ich mir die Möglichkeit, dass diese Methode mutatis mutandis auch dazu benutzt werden könnte, experimentell unbefruchtete Eier zur Verwachsung zu bringen. Solche Versuche wurden vergeblich von Bierens de Haan (1913a) ausgeführt. Ich wollte den Kern eines Eies der Spezies A mitsamt einer möglichst kleinen Menge Zytoplasma entfernen. Das kernlose Ei sollte nachher mit einem kleinen, kernhaltigen Fragment eines reifen, unbefruchteten Eies der Art B zur Verwachsung gebracht werden. Das entstandene Verwachsungsei aus Zytoplasma A und B und weiblichem haploidem Kern B sollte mit einem Spermium B befruchtet werden. Durch Versuche an *Triton taeniatus* hat Spemann (1914) gezeigt, dass in Eiern, die durch unvollständige Durchschnürung in eine Hälfte, welche Ei- und Spermakern enthält, und eine kernlose Hälfte geteilt werden, welche Hälften noch durch eine Plasmabrücke zusammenhängen, ein Furchungskern bald durch diese Verbindungsbrücke in die kernlose Hälfte hinübertritt die sich ebenfalls zu entwickeln beginnt. Er wäre nun möglich, dass auch in einem doppelplasmatischen Seeigelei ein Furchungskern von dem Eiteil B in das artfremde Zytoplasma A hinüberwandern könnte. Würde nachher der Eiteil B weggeschnitten, so hätten wir vor uns ein Ei, nur wenig kleiner als ein normales, das aus Zytoplasma der Art A und diploiden Kernen der Art B bestünde.

Dieser Plan scheiterte aber daran, dass es mir bei Versuchen in Neapel 1929 nicht gelang, Eier zur Verwachsung zu bringen, auch nicht Eier derselben Art. Bei den Transplantationen von Blastomeren handelt es sich ja nur um eine Vereinigung ganzer Zellen in der Weise, dass sie aneinander haften. Hier hätten die Zellwände abgebaut werden und zwei Zellen zu einer verschmelzen sollen, was sich also damals als unmöglich erwies. Das Problem, Rieseneier herzustellen, dürfte in dessen nicht unlöslich sein, wenn nur eine geeignete Vorbehandlung gefunden werden könnte.

Ich wollte dann einen anderen Weg gehen. Es war ja möglich, dass gewisse Teile der Seeigellarve sich mit einem artfremden Kern besser entwickeln konnten als andere, wie Baltzer (1930) es bei Amphibien gefunden hat (vgl. auch von Ubisch 1934 *b* S. 377). War z. B. das Ektoderm weniger empfindlich für den Kernaustausch als das Ento-Mesoderm, so konnte man eine Larve zusammen-

setzen, deren Ento-Mesoderm sowohl aus Zytoplasma als aus Kern der Art A bestünde, deren Ektoderm aber aus einem heterospermen Merogon mit Zytoplasma A und Kern B stammte. Solch eine Larve wäre vielleicht lebensfähiger als die total merogonischen Larven. Liesse sich eine ektodermale Eigenschaft finden, welche ein Speziesmerkmal deutlich zeigte, so konnten wir hier die Rolle der Kerne im artfremden Zytoplasma studieren können.

Die technische Voraussetzung für die Anstellung dieses Versuches war durch meine Transplantationsmethode (1928) gegeben. Die Art und Weise der Ausführung des Versuchs ergab sich aus meinen in den Jahren 1929 und 1930 in Roscoff betriebenen Studien über die Determination im Verlaufe der Eiachse (1931, 1935).

Das Seeigelei besteht im Sechzehnerstadium bekanntlich aus 8 animalen Mesomeren, 4 Makromeren und 4 vegetativen Mikromeren (Abb. 20 A). Im 64-Zellenstaduim bilden die Makromerenablömmlinge zwei Kränze um je acht Zellen. Den jenigen Kranz, der an den Aequator grenzt, nennen wir veg_1, den anderen, der zwischen veg_1 und den Mikromeren liegt, haben wir veg_2 genannt (Abb. 20 B). Es stellte sich nun heraus, dass die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm nicht äquatorial verläuft, wie Boveri (1901 *a*) und v. Ubisch (1925) es angegeben haben, sondern etwa mit der Furche zwischen veg_1 und veg_2 zusammenfällt (1931, 1935, von v. Ubisch bestätigt 1933). Es ist des weiteren festgestellt worden, dass die Mikromeren normalerweise die Skelettzellen liefern (Boveri 1901 *a*, Hörstadius 1935), sowie dass nach Entfernung der Mikromeren veg_2 vikariierend Skelettbildungszellen geben kann (Driesch 1893, Hörstadius 1928). Schliesslich wurde gefunden, dass vier Mikromeren, implantiert in präsumtives Ektoderm, z. B. in eine animale Hälfte oder in eine animale Hälfte $+veg_1$, d. h. das gesamte präsumtive Ektoderm (Abb. 20 C), einen Urdarm induzieren und zusammen mit dem präsumtiven Ektoderm eine vollständige Pluteuslarve bilden (1931, 1935).

Dank diesen Befunden war es nun möglich, die geplanten Versuche auszuführen, ohne gewissen Fehlerquellen zum Opfer zu fallen. Handelte es sich um die Transplantation des Ektoderms einerseits und des gesamten Ento-Mesoderms anderseits, so war die Grenze zwischen veg_1 und veg_2 zu verlegen. Sollten aber z. B. nur die Skelettbildnerzellen des Merogons zur Verwendung kommen, d. h. sollten sie allein sich als besonders entwicklungsfähig erweisen, so haben uns die obenstehenden Versuche gezeigt, dass man nicht einfach die Mikromeren eines normalen Eies gegen diejenigen eines merogonischen Bastardes austauschen darf. In dem Falle würden vielleicht Skelettbildner auch aus den veg_2-Zellen hervorgehen, wodurch ein Mischskelett resultieren würde, das uns zu falschen Schlussfolgerungen führen könnte. Einwandfrei konnte der Versuch nur sein, wenn das veg_2-Material des normalen Eies fortgelassen würde, d. h. man musste prospektives Ektoderm, z. B. eine animale Hälfte, oder eine animale Hälfte $+ veg_1$, mit vier Mikromeren vereinen, wonach durch die Wirkung der Mikromeren, welche selbst die Skelettbildner liefern, ein Urdarm induziert wird und ein typischer Pluteus entsteht (Abb. 20).

Die Speziesmerkmale, die bei den Vererbungsversuchen an Seeigellarven hauptsächlich in Frage kommen, beziehen sich auf das Skelett. Bei *Paracentrotus (Strongylocentrotus) lividus* (Abb. 4 B) und *Psammechinus (Parechinus, Echinus) microtuberculatus* (Abb. 4 A) besteht das Skelett aus einfachen Stäben, zwei Oral-, zwei Anal-, zwei Quer- und zwei Scheitel-- (oder Körper-)stäben, während bei dem vielfach benutzten *Sphaerechinus granularis* die Analstäbe Gitterstruktur aufweisen, d. h. aus, normalerweise, drei dicht aneinander verlaufenden, parallelen, durch zahlreiche Querbrücken verbundenen Stäben zusammengesetzt sind. Auch betreffs der Scheitelstäbe liegen Unterschiede vor. Bei *Paracentrotus* und *Psammechinus* gehören sie der analen Seite an, sind lang und enden mit keulenförmigen Anschwellungen (Abb. 4). Bei *Sphaerechinus,* wo sie verhältnismässig kürzer sind, finden sich ausserdem zwei abanale Scheitelstäbe, welche am Scheitel miteinander und mit den analen Scheitelstäben in der Weise verbunden sind, dass hier ein viereckiger Rahmen entsteht.

Ehe eine Untersuchung über die Rolle von Kern und Zytoplasma bei der Ausdifferenzierung des Skelettes in chimärenartig zusammengesetzten Plutei z. B. mit Skelettbildnerkernen von *Sphaerechinus* und Ektoderm sowie Skelettbildnerplasma von *Paracentrotus* ausgeführt werden konnte, war zuerst zu analysieren, welche Bedeutung die Mikromeren einerseits und das Ektoderm anderseits für die Anordnung der Skelettstäbe und für ihren Charakter als einfache oder Gitterstäbe haben. Herbst und Driesch (Lit bei v. Ubisch 1931*b*, S. 183-188), haben festgestellt, dass die Bildung des Skeletts unter Wechselwirkung von Ektoderm und Skelettbildnerzellen vor sich geht. Eine nähere Analyse in der angedeuteten Richtung ist inzwischen von v. Ubisch in einer Reihe von Arbeiten ausgeführt worden (1931-1934). v. Ubisch steckte Mikromeren einer Art in das Blastozöl eines Ganzkeimes oder einer animalen Hälfte einer anderen Art. Solche Keime nennt v. Ubisch Keimblattchimäre. Er fand, dass im grossen ganzen die Mikromeren entscheiden, ob ein Gitterskelett oder nur einfache Stäbe gebildet werden, dass aber das Ektoderm die Anordnung der Stäbe bestimmt. Als ich 1931 endlich meine Versuche anfangen konnte, stellte es sich aber heraus, dass ein Ausgehen von den ersten, schon damals vorliegenden Ergebnissen v. Ubischs sowie die von mir geplante Analyse für meine Untersuchungen nicht notwendig waren, denn es bot sich mir ein einfacherer Weg dar, wie wir bald sehen werden.

Da Boveri (oben S. 811) unter Benutzung der Schüttelmethode gefunden hatte, dass die echten Bastardmerogone *Sphaerechinus* Zytoplasma + *Paracentrotus* oder *Psammechinus* Kern sich nur bis zum Anfange des Gastrulastadiums entwickelten, und da diese Kombination besonders günstig war, weil wir hier den Gegensatz Gitterstäbe — einfache Stäbe haben, fand ich es wünschenswert, zu prüfen, ob die fraglichen Merogonbastarde sich bei Verwendung der Glasnadeltechnik wirklich nicht weiter züchten liessen. Bei der Entkernung der Eier ging ich folgendermassen vor.

Vor der Operation muss die Gallerthülle des unbefruchteten Eies entfernt werden. Dies wurde anfangs durch Schütteln oder schnelles Pipettieren ausgeführt. Hierbei besteht aber immer die Gefahr, dass kleine Stücke des Kerns abgesprengt werden könnten, wie Boveri es bei seinem allerdings viel kräftigeren Schütteln fand, durch welches er die Fragmente erhielt. Ich ging daher bald dazu über, die Gallerthülle mit sauer gemachten Seewasser aufzulösen (Warburg). 0,6 ccm einer etwa 0,6 Mol. HCl-Lösung (5,3 ccm Salzzäure sp. Gew. 1,19 auf 100 ccm Wasser) wurde mit 100 ccm Seewasser gemischt. Dies gibt ein Seewasser von PH etwa 3-4. Das PH wurde mit Methylorange geprüft, welcher Indikator zwischen PH 3,1 und 4,4 von Rot in Gelb übergeht und also eine Orangefarbe haben soll, wenn das gewünschte PH erreicht worden ist. Unbefruchtete Eier wurden vorsichtig, ohne heftiges Pipettieren, in das saure Seewasser überführt, nach einigen Sekunden wieder vorsichtig abpipettiert und ein paarmal in gewöhnlichem Seewasser gewaschen. Diese Behandlung genügt, um die Mehrzahl der Eier ihrer Gallerthülle zu berauben, und ihre Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit scheint dadurch nicht beeinträchtigt zu werden.

Zur Entkernung wurden solche reifen Eier ausgewählt, in denen der Kern möglichst nahe der Oberfläche lag, und der Schnitt wurde so gelegt, dass das kernhaltige Fragment so klein wie möglich wurde. Die Operation wurde mittels Glasnadeln ausgeführt (SPEMANN 1906). Um die Eier zur Orientierung festhalten zu können, wurden sie in eine mit rauhen Rändern versehene Rinne, die mit einer Nadelspitze in eine Zelluloidscheibe eingeritzt wurde, gebracht, wo sie nicht so leicht der Glasnadel entgleiten (HÖRSTADIUS 1928).

Wenn der Kern nahe der Oberfläche liegt, kann das kernhaltige Stück sehr klein gemacht werden (Abb. 1). Unmittelbar nach der Durchschneidung sehen die Teilstücke etwas gestreckt aus, besonders das kleinere Fragment, das zwei spitze Enden aufweist, aber bald runden sich die Fragmente völlig ab. Nach Besamung fangen sowohl die kernhaltigen als die entkernten Bruchstücke die Furchung an. Der Kern wird bei der Operation gar nicht geschädigt, er liegt nachher völlig intakt im kleinen Fragment.

Unser Verfahren stimmt also weitgehend mit dem von Fry (1924, 1925, 1927) benutzten überein.

Da der Kern des reifen Eies nicht an eine bestimmte Stelle oder einen bestimmten Bezirk gebunden ist (BOVERI 1918, S. 427), kann wohl das bei der Operation fortgeschnittene Plasmastück jedem äusseren Teil des Eies entsprechen. Es fragt sich, welche Folge für die Entwicklung diese Materialentnahme haben kann. Wir haben an anderem Ort (1935) unsere Ergebnisse über die Einwirkung der Materialentnahme an verschiedenen Stellen und in verschiedenen Quantitäten ausführlich dargelegt. Nach Fortnahme kleinerer Stücke, bis über die Hälfte des präsumtiven Ektoderms, wird zwar kein Ektoderm regulatorisch gebildet, aber das vorhandene Material genügt, um dem Pluteus ein Ektoderm

zu geben, das fast typisch aussieht, und die Larve scheint völlig entwicklungsfähig zu sein. Werden kleine Stücke, bis zur Hälfte des präsumtiven Ento-Mesoderms entfernt, so werden die Proportionen der Keimblätter durch Entodermisierung wiederhergestellt. Nur wenn das präsumtive Ento-Mesoderm noch stärker vermindert wird, tritt keine derartige Regulation ein, der Darmtractus wird entschieden zu klein, kann mehr oder weniger defekt werden, um schliesslich, wenn nur ganz wenig Ento-Mesodermmaterial vorhanden ist, sogar vom Ektoderm unterdrückt zu werden. Da der normale Keim zu etwa drei Vier-

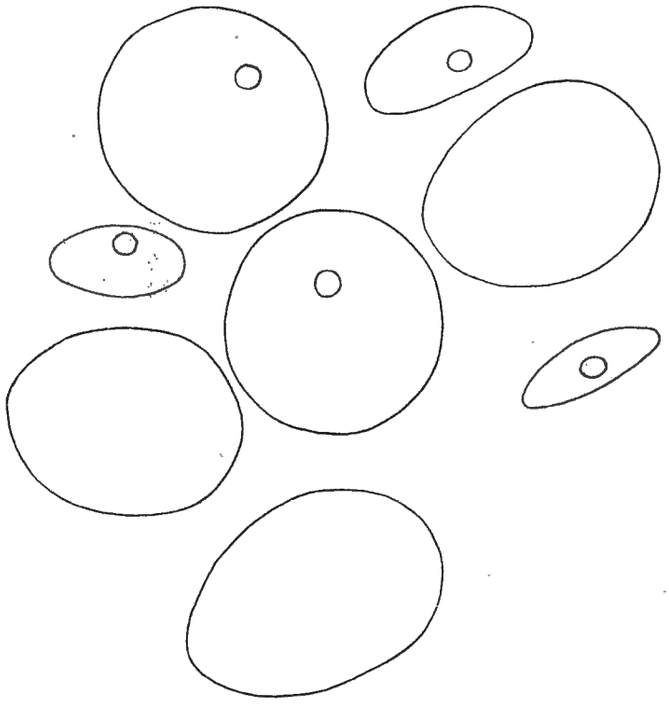


ABB. 1. — *Psammechinus microtuberculatus.*
Zwei reife, unbefruchtete Eier und drei entkernte Eier mit den zugehörigen kernhaltigen Fragmenten. Vergr. 280/1.

teln aus Ektoderm und nur zu etwa einem Viertel aus Ento-Mesoderm besteht, dürfte aus dem Obigen erhellen, dass wir nur für den Fall, dass das abgetrennte, kernhaltige Stück rein vegetativ und ziemlich gross ist, auf Grund der Materialentnahme eine merkbare Verschlechterung der Entwicklungsfähigkeit des grossen Fragments zu erwarten haben.

BOVERI (1918, S. 428) hat selbst die Frage diskutiert, ob man mit Schneiden ein besseres Resultat als mit Schütteln erwarten könnte. Er hatte bei seinen ersten Versuchen im Jahre 1889 ein Schneideverfahren mit « einer kleinen Guillotine » [1901*b*, S. 163]) angewandt, jedoch mit so schlechtem Erfolg, dass er nie mehr darauf zurückkam. DELAGE (1899) hat auch die Eier zerschnitten, aber

es ist sehr fraglich, ob er wirklich merogonische Larven erhalten hat, denn er glaubt die diploide Chromosomenzahl gefunden zu haben. Godlewski (1906) hat Eier sowohl zerschüttelt als geschnitten. Da er aber nur einen Skalpell aufs Geratewohl durch einen Eierhaufen führte, hat diese Methode, wie Boveri bemerkt, vor der Schüttelmethode an Exaktheit nichts voraus, weil man nicht an einem Einzelei, das direkt beobachtet wird, arbeiten kann. Winkler (1901) hat auch das Zerschneiden benutzt, aber mit schlechtem Erfolg. Winkler probierte ausserdem das folgende Verfahren, das aber gleichfalls ein Massenverfahren darstellt : Eier wurden dadurch entzweigeteilt, dass sie aus einer engen Pipette ausgetrieben wurden, vor deren Mündung ein feiner Faden gespannt war. Er gab aber der Schüttelmethode den Vorzug. Nach alledem findet Boveri (a. a. O.) es fraglich, ob die Schneidemethode überhaupt so ausgebildet werden kann, dass die auf solche Weise hergestellten Fragmente ebenso lebensfähig sind wie die durch Schütteln gewonnenen. Trotz den aufgedeckten Fehlerquellen der Schüttelmethode fand Boveri sie jedoch brauchbar, weil die Kerngrösse der Larven ein Kriterium gibt, ob echte Merogone vorliegen, vgl. oben S. 812.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass das Zerschneiden mit Glasnadeln dem Schütteln weit überlegen ist, da man bei der Operation den Kern die ganze Zeit beobachten und das entkernte Fragment sehr gross machen kann. Die ungünstigen Erfahrungen Boveris lassen sich wohl folgendermassen erklären. Wir wissen nicht, wie Boveri seine Schneidungsversuche angestellt hat. Ich habe gefunden, dass Eier verschiedener Seeigelarten sich nicht gleich leicht durchschneiden lassen. So platzen die Eier gewisser Arten sehr oft auch bei vorsichtiger Operation. Weiter, dass die Durchtrennung auch bei solchen Eiern, wo sie leicht gelingt, langsam und sorgfältig ausgeführt werden muss. Die Bruckstücke entwickeln sich im allgemeinen nur dann gut, wenn die Ränder der Wunde sich sofort bei der Operation schliessen. Ist das nicht der Fall und das geschieht besonders bei ungeschicktem Schneiden, quillt das Innenplasma leicht durch die Oeffnung der Eirinde hervor, und solche Eier entwickeln sich nicht oder, wie ich glaube, nur schlecht. Wahrscheinlich hat Boveri ein ungeeignetes Messerchen gehabt — die Glasnadeltechnik wurde ja erst 1906 von Spemann eingeführt. Dass die Schüttelmethode bessere Ergebnisse gab, ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Eier sich zuerst strecken, dann sich verjüngen und erst nachher entzweigeteilt werden, wobei die Bruchstücke wahrscheinlich ringsum von der Eirinde umgeben werden.

Im Laufe der Furchung tritt oft ein Phänomen auf, das für die weitere Entwicklung sehr schädlich ist. In unsrer Arbeit 1928 (S. 13) haben wir angegeben, dass die durch eine Zerschneidung unbefruchteter Eier entstandene Oeffnung in der Oberflächenschicht nicht völlig geheilt wird, und dass dies zweierlei zur Folge hat : erstens kann die Membran nicht abgehoben werden, weil die Oeffnung die Entstehung des zur Membranabhebung nötigen Druckes verhindert, zweitens wird ein Plasmalobus durch die Oeffnung der wohl gebildeten, aber nicht abgehobenen Membran hinausgepresst, wenn während der Furchung das

Volumen des Keimes zunimmt. Bei den jetzigen Versuchen habe ich aber gefunden, dass diejenigen Eibruchstücke, die befruchtet werden, in der Regel auch eine Membran abheben. Vielleicht rührt dies daher, dass ich nunmehr die Operation besser habe ausführen können.

Obgleich also die Membran hoch abgehoben werden kann, bleibt doch das Austreten von Plasmaloben nicht aus. Die Membran ist offenbar schwächer an der Stelle, die der Wunde entspricht, denn sie birst auf einer kurzen Strecke und lässt einen Plasmalobus oder einige Blastomeren austreten, wenn der Keim im Laufe der Furchung, verglichen mit der ungeteilten Eizelle, an Volumen beträchtlich zunimmt. Falls ein Plasmalobus einer der ersten, grossen Blastomeren hinausgepresst wird, tritt bald ein Kern in ihn ein, und er fängt an, sich zu furchen, ganz in Analogie zu den Durchschnürungsversuchen Spemanns (vgl. S. 815). Oder auch werden eine oder einige ganze Furchungszellen hinausgedrängt, die sich auch weiterentwickeln. In beiden Fällen wird also der Furchungskeim in zwei sich entwickelnde Teile aufgeteilt, die durch eine breitere oder engere Brücke zusammenhängen und an Grösse sehr variieren. Das hinausgepresste Stückchen kann sogar grösser als das zurückgebliebene sein. Diese Aufteilung des Keimes ist selbstverständlich sehr schädlich. Wenn die Teile sich trennen, wird die Entwicklungsfähigkeit der Partialkeime oft dadurch beeinträchtigt; wenn sie sich zusammenhalten, finden wir allerlei Missbildungen.

Um diesen Uebelstand zu beseitigen, versuchte ich die Eier aus der Membran hinauszupressen. Es wurde daber mit der Glasnadel vorsichtig auf die Seite der Membran gedrückt, die dem Spalt und dem Plasmalobus gegenüber lag. Indem die Nadel dem Spalt immer näher geführt wurde, konnte der Keim langsam hinausgeschoben werden. Nach dieser Behandlung war die Gestalt des Keimes zuerst etwas länglich. Er rundete sich aber in einigen Minuten völlig ab. Da die Furchung bei solchen Eiern, die Plasmaloben austreten lassen, nicht normal verläuft, indem die frühen Blastomeren nicht die gleiche Grösse aufweisen und die Furchungsebenen wohl oft atypisch sein können, ging ich bald dazu über, die Eier schon kurz nach der Befruchtung hinauszupressen, also ehe ein Plasmalobus gebildet worden war. Mit einem leichten Druck wurde die Membran in der Wundlinie zum Platzen gebracht und danach das Ei in der eben beschriebenen Weise hinausgepresst. Solche Eier geben in den meisten Fällen durchaus typische Furchungsbilder — sofern nicht eben das mikromerenbildende Plasma entfernt worden ist, vgl. 1927, 1928 S. 18.

Eine gute Entwicklung der Merogone — wir sehen hier von der Schwierigkeit ab, die durch einen artfremden Kern bedingt wird — ist also vor allem zu erwarten, wenn nur wenig Zytoplasma, dabei nicht das vegetativste, entfernt wird, und wenn die Furchung einigermassen normal verläuft, ohne Bildung schädlicher Auswüchse. Die Anforderungen einer befriedigenden Furchung werden nun erstens in den Keimen erfüllt, wo keine Plasmaloben gebildet werden, sondern die Blastomeren gänzlich innerhalb der Membran verharren, aber diese Fälle sind leider nicht zahlreich. Zweitens in den vor der Furchung hinausge-

schobenen Eiern. Da das Hinauspressen ziemlich umständlich und zeitraubend ist (Membranentfernen durch Schütteln oder schnelles Pipettieren ist wohl bei diesen kurz vorher operierten Eiern nicht ratsam, wäre ausserdem mit diesen einzelnen Eiern schwierig auszuführen), habe ich an einigen Operationstagen eine grössere Anzahl Eier, z. B. etwa hundert, entkernt und sie in der Membran gelassen, an anderen Tagen eine viel geringere Zahl Eier operiert, deren Membran aber entfernt wurde. Das Resultat betreffs einigermassen typischer Plutei war in beiden Fällen etwa dasselbe pro Tag.

Die Merogone wurden nicht auf ihre Kerngrösse untersucht. Ich habe mich aber nachträglich vergewissert, dass die Larven aus kernhaltigen Eibruchstücken durchschnittlich etwa doppelt so grosse Kerne haben wie diejenigen aus entkernten, wie Boveri es fand.

Die Temperatur des Seewassers bei Neapel beträgt in den Wintermonaten 13°. Um den Versuchskeimen möglichst natürliche Bedingungen zu geben, wurden die Züchtungsschalen in einem Kühltisch mit fliessendem Wasser auf 13° gehalten.

Um im Folgenden die Merogone und die Hybriden leichter auseinanderhalten zu können, werden wir diese, wie gewöhnlich, mit ×, jene mit + bezeichnen.

C. — VORVERSUCHE MIT VERSCHIEDENEN ARTKOMBINATIONEN

I. — Sphaerechinus + Paracentrotus oder Psammechinus.

Da eine Kombination *Sphaerechinus* + *Paracentrotus* (oder *Psammechinus*) besonders günstig sein musste, indem wir dann den Gegensatz Gitterstäbe-einfache Stäbe erhalten, fing ich mit der Prüfung an, ob solche Merogonbastarde sich nicht weiter züchten liessen, als es Boveri gelungen war. Wurden kernlose Eibruchstücke von *Paracentrotus* oder *Psammechinus* mit Sperma von *Sphaerechinus* befruchtet (Boveri, 1918, S. 431), so gelangten die Keime nicht über das Stadium junger Blastulae hinaus, die es höchstens zu einer schwachen, zitternden Bewegung innerhalb den sich erweiternden Befruchtungsmembran brachten und dann abstarben. Bei den Kombinationen *Sphaerechinus* Eiplasma + *Paracentrotus* oder *Psammechinus* Sperma ging die Entwicklung weiter. Die weitest differenzierten waren in der Gastrulation stehengeblieben (a. a. O., S. 441). Die Körperform wurde höchstens etwas prismaartig, der Urdarm ragte nur bis etwa ein Drittel der Köperhöhle hinein. Zwei winzige Dreistrahler waren das Aeusserste, was sie an Skelett hervorbrachten.

Unsere Erfahrungen gehen in derselben Richtung. Von 53 kernlosen Eibruchstücken von *Sphaerechinus* liessen sich nur 14 mit *Paracentrotus*-Sperma befruchten. Wie in den Boverischen Versuchen wurden die am weitesten differenzierten prismaartig betreffs ihrer Form. Der Urdarm erreichte fast halbe Grösse. Zwar wurden keine Kalkspicula angelegt, wie Boveri fand, aber statt

dessen senkte sich in einigen Fällen ein deutliches Stomodaeum ein. Die Lebensdauer war 5-6 Tage. 11 kernlose *Sphaerechinus*-Fragmente wurden mit Sperma von *Psammechinus* besamt. Nur zwei fingen die Entwicklung an, blieben aber im Blastulastadium stehen. Wurden anderseits kernlose Bruchstücke von *Paracentrotus*- oder *Psammechinus*-Eiern mit *Sphaerechinus*-Sperma befruchtet, so starben die Keime, wie in den Boverischen Versuchen, schon in einem frühen Blastulastadium ab.

Die Kombination *Paracentrotus-Psammechinus* gab zu meiner Ueberraschung oft gute Pltuei (ich kannte damals noch nicht die Arbeit Boveris 1918, vgl. oben S. 812). Da die in dieser Arbeit zu schildernden Versuche mit diesen beiden Arten ausgeführt wurden, kommen wir im nächsten Kapitel darauf zurück.

II. — Psammechinus miliaris + Echinus esculentus.

Nachdem ich so gute Ergebnisse mit den obenerwähnten Arten gehabt hatte, wollte ich versuchen, andere Kombinationen zu finden, die vielleicht noch günstiger wären. Ich dachte dabei in erster Linie an *Echinus esculentus* und *Psammechinus miliaris*, von welchen beiden Arten es Shearer, de Morgan und Fuchs (1914) gelungen war. Hybriden bis zu grossen Seeigeln zu züchten. Während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Plymouth im Sommer 1932 ging ich ans Werk. Zu meinem Erstaunen stellte es sich aber heraus, dass, obwohl ich selbst gewöhnliche Bastarde bis zur Metamorphose züchten konnte, die heterospermen Merogone mit *Psammechinus miliaris* Zytoplasma und *Echinus esculentus* Kern kaum über das Blastulastadium hinauskamen. Zur Kontrolle hergestellte homosperme *P. miliaris*-Merogone gaben Plutei. Mit *E. esculentus*-Sperma wurden die Blastulae kränklich, mehr oder weniger von dunklen Zellen angefüllt und starben bald ab. Nur in zwei Fällen invaginierte, nach drei Tagen, ein kleiner Urdarm (die Bastarde waren schon Plutei), der aber nicht mehr als ein Drittel der normalen Länge erreichte. Fünf Tage nach der Befruchtung waren diese Keime noch skelettlos, nach acht Tagen fanden sich aber ein paar kleine Dreistrahler vor. Keine weitere Differenzierung trat ein. Diese heterospermen Merogone haben sich also nicht weiter entwickelt als die Kombination *Sphaerechinus-Paracentrotus*.

III. — Psammechinus miliaris + Paracentrotus lividus.

Psammechinus miliaris und *Psammechinus microtuberculatus* stehen einander sehr nahe. Die Kreuzung von *Paracentrotus* mit *Psammechinus miliaris* geht aber nicht so gut von statten wie mit *Psamm. microtuberculatus*, und auch die Bastardmerogone entwickeln sich schlechter, wie ich bei Versuchen in Roscoff im Sommer 1934 fand. Während die Kreuzung *P. microtuberculatus* × *Paracentrotus* in beiden Richtungen gelingt, obwohl mit verschiedener Frequenz,

konnten gewöhnliche Bastarde nur mit *P. miliaris* Ei und *Paracentrotus* Sperma erhalten werden. Die Eier (sowie kernlose Eifragmente) von *Paracentrotus* liessen sich nicht durch *P. miliaris*-Sperma zur Entwicklung anregen.

Die Befruchtung gelang bei 7 von 20 entkernten *P. miliaris*-Eiern. Sämtliche sieben Keime wurden mehr oder weniger Pluteus-ähnlich, aber das Skelett wurde nur kümmerlich entwickelt und fehlte in drei Larven vollständig. Die drei besten Plutei sind in Abb. 2 wiedergegeben. Sie hätten sich nicht weiter differenzieren können, denn sie sahen schlecht aus und lagen schon ziemlich unbeweglich auf dem Boden.

Es steht ausser allem Zweifel, dass von den geprüften Kombinationen die Arten *Psammechinus microtuberculatus* und *Paracentrotus lividus* für unseren Zweck die günstigsten sind.

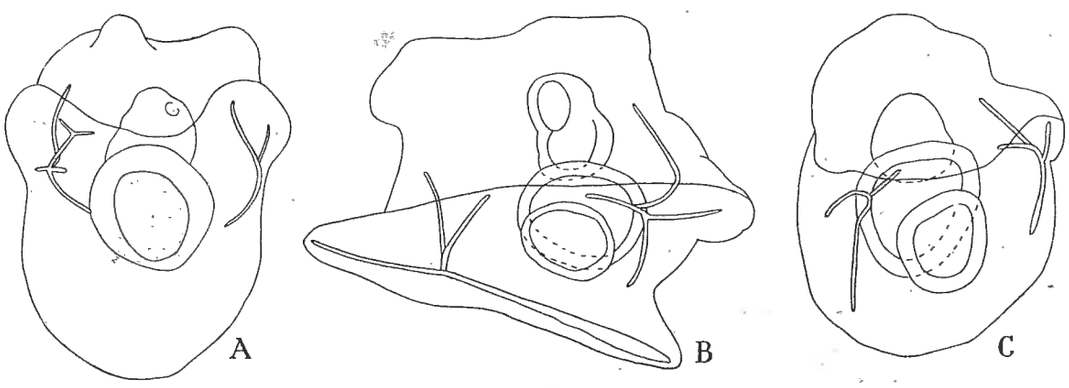


ABB. 2.

Heterosperme Merogone *Psammechinus miliaris* Zytopl.+*Paracentrotus lividus* Kern. Vergr. 265/1.

D. — SYSTEMATISCHE STELLUNG DES PARACENTROTUS LIVIDUS UND PSAMMECHINUS MICROTUBERCULATUS

Psammechinus und *Paracentrotus* gehören beide der Familie *Echinidae* an. Wie aus der Abb. 3 hervorgeht, sind sie schon äusserlich sehr verschieden. *Parac. lividus* ist etwa doppelt so gross als *Psamm. microtuberculatus*, und seine Stacheln sind verhältnismässig grösser. *Psamm.* misst im allgemeinen nicht mehr als 35 mm im Durchmesser, *Parac.* erreicht etwa 70. Die Farbe von *Psamm. microt.* ist günlich, mit rötlichen Stachelspitzen. *Parac. liv.* variert in verschiedenen Exemplaren, von dunkel olivgrün bis bräunlich oder dunkel violett. Betreffs der anatomischen Unterschiede sei Folgendes erwähnt (vgl. MORTENSEN, 1913, 1927). Die Ambulacralplatten von *Psamm.* haben 3 Porenpaare pro Platte, die von *Parac.* 5-6 Paare. Die Primärstacheln sind bei *Psamm.* nur wenig grösser als die sekundären, bei *Parac.* sind die primären ziemlich deutlich zu unterscheiden. Die Klappen der globiferen Pedicellarien haben bei *Psamm.* jederseits mehrere Zähne unter dem Endzahn, bei *Parac.* ist nur ein Zahn jederseits unter

dem Endzahn vorhanden. Bei *Psamm.* ist die Mundhaut mit dicken, grünlichen Platten bedeckt, bei *Parac.* hat sie nur kleine Platten ausserhalb der Buccalplatten, ist also ziemlich nackt. Der Unterschied der beiden Arten ist somit im ausgewachsenen Zustand erheblich.

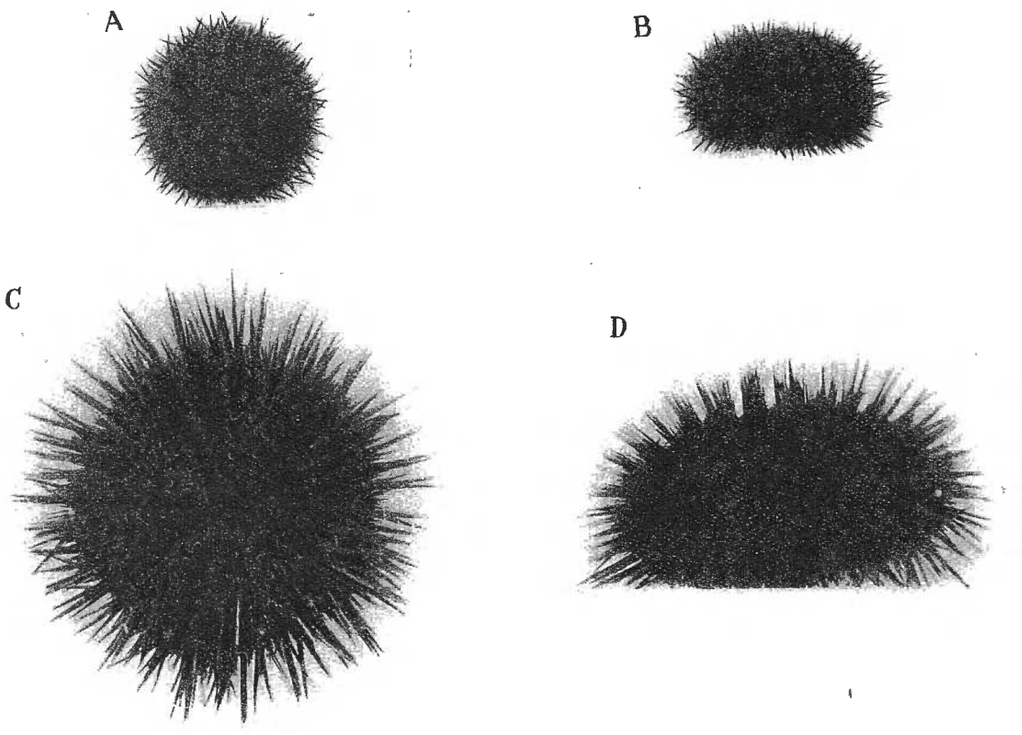


ABB. 3. — A, B, *Psammechinus microtuberculatus*; C, D, *Paracentrotus lividus* (bei derselben Vergrösserung).

E. — DIE NORMALE ENTWICKLUNG DER KÖRPERSTÄBE

I. — Psammechinus microtuberculatus.

Das Aussehen einer Pluteuslarve, drei Tage alt, geht aus der Abb. 4 A hervor. Die zwei langen, in der Abbildung sowie beim Schwimmen nach unten gerichteten Stäbe sind die sog. Körper- oder Scheitelstäbe, die in den sog. Scheitel hineinwachsen. Wenn wir die Körperstäbe von der Ansatzstelle der Analstäbe nach unten gegen den Scheitel zu verfolgen, sind sie zuerst eine lange Strecke von etwa gleichem Durchmesser. Dann verdicken sie sich allmählich, um sich schliesslich ziemlich schnell zu verjüngen, bis sie mit einer Spitze endigen. Solche Stäbe (Abb. 4) werden seit alters keulenförmig genannt. Sie sehen also,

könnte man sagen, wie ein Speer aus, dessen Durchmesser überall rundlich ist. Die Körperstäbe sind in diesem Alter ganz eben an der Oberfläche.

Schon am nächsten Tag hat sich das Bild verändert — vier Tage alte Larven. Das speerspitzförmige Ende fängt an, sich an der Spitze zu verbreitern. An der Oberfläche der Körperstäbe treten kleine Zacken auf, die meistens spitz und nach unten (scheitelwärts) gerichtet sind. Gleichzeitig mit der allgemeinen Verdickung des Stabendes entstehen hier auch Zacken, die aber oft grösser als die übrigen sind, sich verzweigen können und höckerartig werden (Abb. 5 A-D).

Nach fünf Tagen haben die Stabenden sich deutlich verändert. Statt mit einer kleinen Spitze endigt der Körperstab jetzt mit einer medialwärts gerichteten, dicken, unregelmässigen, oft mehr oder weniger verzweigten Keule. Die Entwicklung der Keulen gegeneinander hin geht aus der Abb. 5 H-K hervor, wo

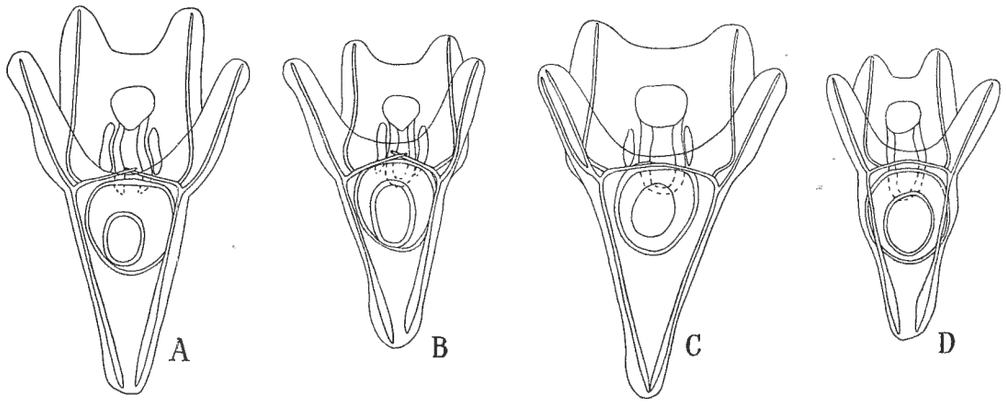


ABB. 4. — Drei Tage alte Plutei. — A, *Psammechinus microtuberculatus*. B, *Paracentrotus lividus*. — C, *Psamm. microt.* ♀ × *Parac. liv.* ♂. D, *Parac. liv.* ♀ × *Psamm. microtub.* ♂. Verg. 160/1.

die Körperstäbe von der analen oder abanalen Seite abgebildet sind. Betrachten wir sie aber von der rechten oder linken Seite, so finden wir, dass sie sich in beiden Richtungen, sowohl anal als abanal, verbreitern (Abb. 5 F-G). Schon in diesem Stadium kann man oft sehen, dass diese Verbreiterung in der Tat eine Gabelung bedeutet, indem jeder Stab einen Zweig medial-analwärts und einen medial-abanalwärts entsendet.

In den acht und neun Tage alten Larven sind diese Keulen, Höcker und Verästelungen noch ausgesprägter (Abb. 5 L-O, Q-S). Die Gabelung wird besser illustriert durch die Abb. 5 P, welche wir nach SEELIGER (1896, Fig. 25) wiedergeben: sie stellt die Verzweigung der Scheitelstäbe einer 20 Tage alten Larve, von der Scheitelspitze aus gesehen, dar. Die Gabelung ist oft bei weitem nicht so regelmässig wie in dieser Zeichnung, wie wir aus mehreren unserer Abbildungen ersehen können. Die Aeste können von verschiedener Dicke und Länge sein oder auch fehlen. Im allgemeinen sind die abanalwärts gerichteten Zweige die grös-

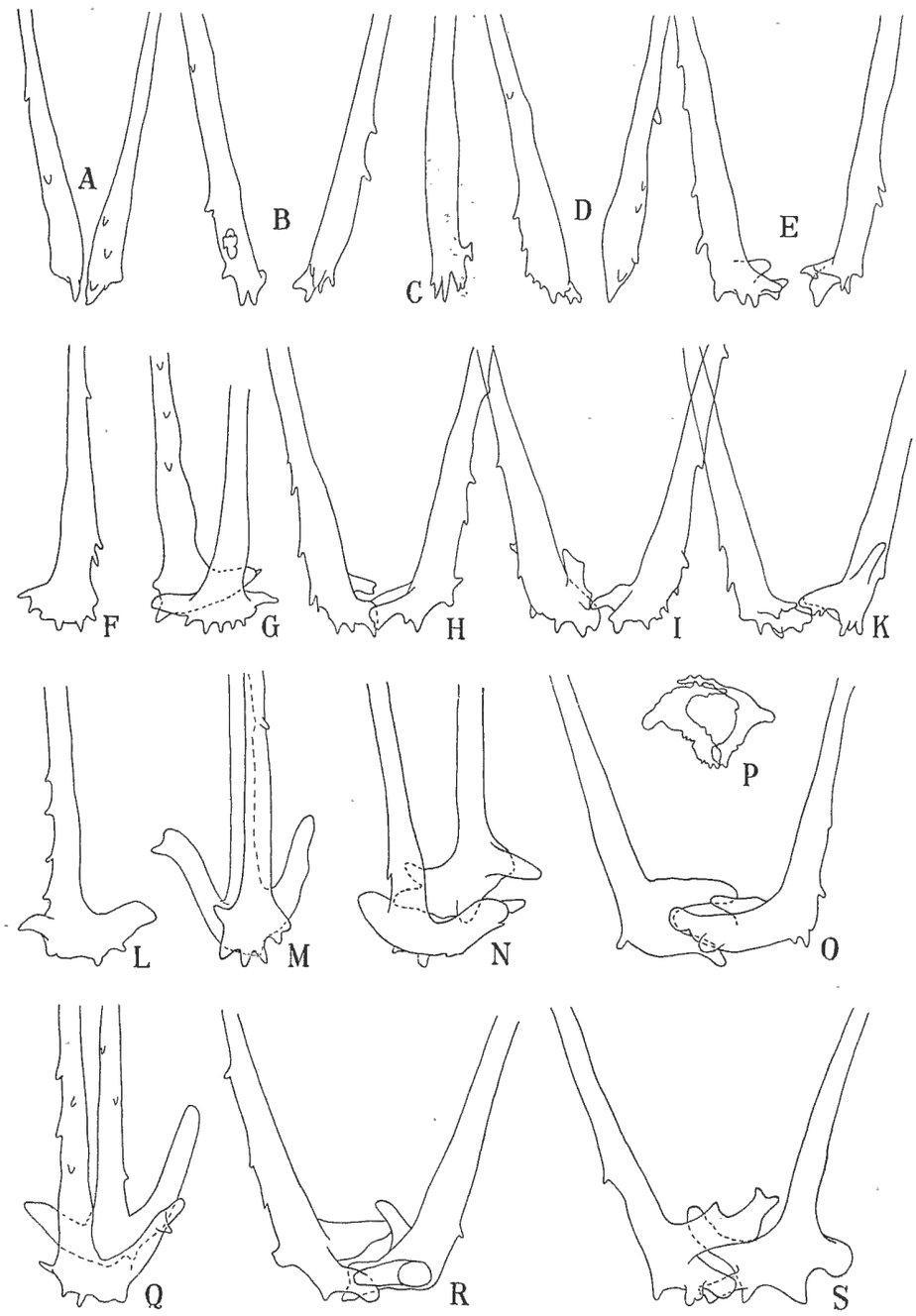


ABB. 5. — Körperstabenden von *Psammechinus microtuberculatus*. — A, E, H, O, R, S, von der Analseite; B, D, I, K, von der Abanalseite; C, L, N (schräg), Q, von links; F, G, M, von rechts. P (nach SEELIGER, 1896) zeigt die beiden Körperstäbe einer 20 Tage alten Larve vom Scheitelpol aus gesehen. A-D aus 4. E-K aus 5, N-O, R, S aus 8, und L, M, Q aus 9 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

ten (Abb. 5 L, N, Q). Dann kommen fast immer auch allerlei andere Verästelungen, Höcker und Zacken vor. Die Verzweigung kann sogar hirschgeweihartig werden. Im einzelnen bietet die Art der Verästelung und Keulenbildung so grosse Mannigfaltigkeiten dar, dass sie nicht ausführlich besprochen werden kann. Kaum zwei Larven sind einander gleich.

Die Abbildungen von elf und zwölf Tage alten Larven stimmen im grossen ganzen mit denen von acht und neun Tagen überein (Abb. 6 A-E). Auch in einer grossen, 25 Tage alten Larve, in welcher die hinteren Dorsalfortsätze, sowie der dorsale Skelettbogen schon angelegt waren, sahen die Keulen der Körperstäbe ähnlich aus (Abb. 6 F).

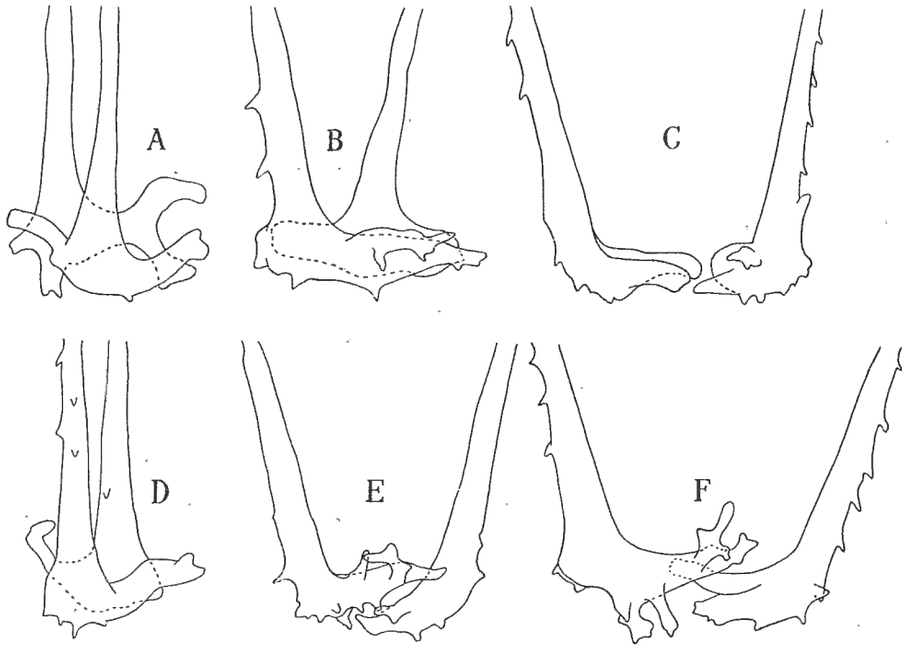


ABB. 6. — Körperstabenden von *Psammechinus microtuberculatus*. — C, E, F, von der abanalen; A, B (schräg), D, von der linken Seite. — A, C-E aus 11-12, B aus 18, F aus 25 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

II. — Paracentrotus lividus.

Die jungen Plutei sind kleiner als diejenigen von *Psamm.*, sonst sind aber die Larven dieser beiden Arten einander sehr ähnlich (Abb. 4 B). Auch die Körperstäbe stimmen in diesem Alter (drei Tage) miteinander überein, indem sie einfach keulenförmig und ohne Zacken sind.

Während die *Psamm.* schon am vierten-fünften Tage die charakteristischen Verdickungen, Höcker und Verästelungen erhielten, sehen wir aus den Abbildungen (Abb. 7 u. 8) von sieben bis dreizehn Tage alten Larven, dass die

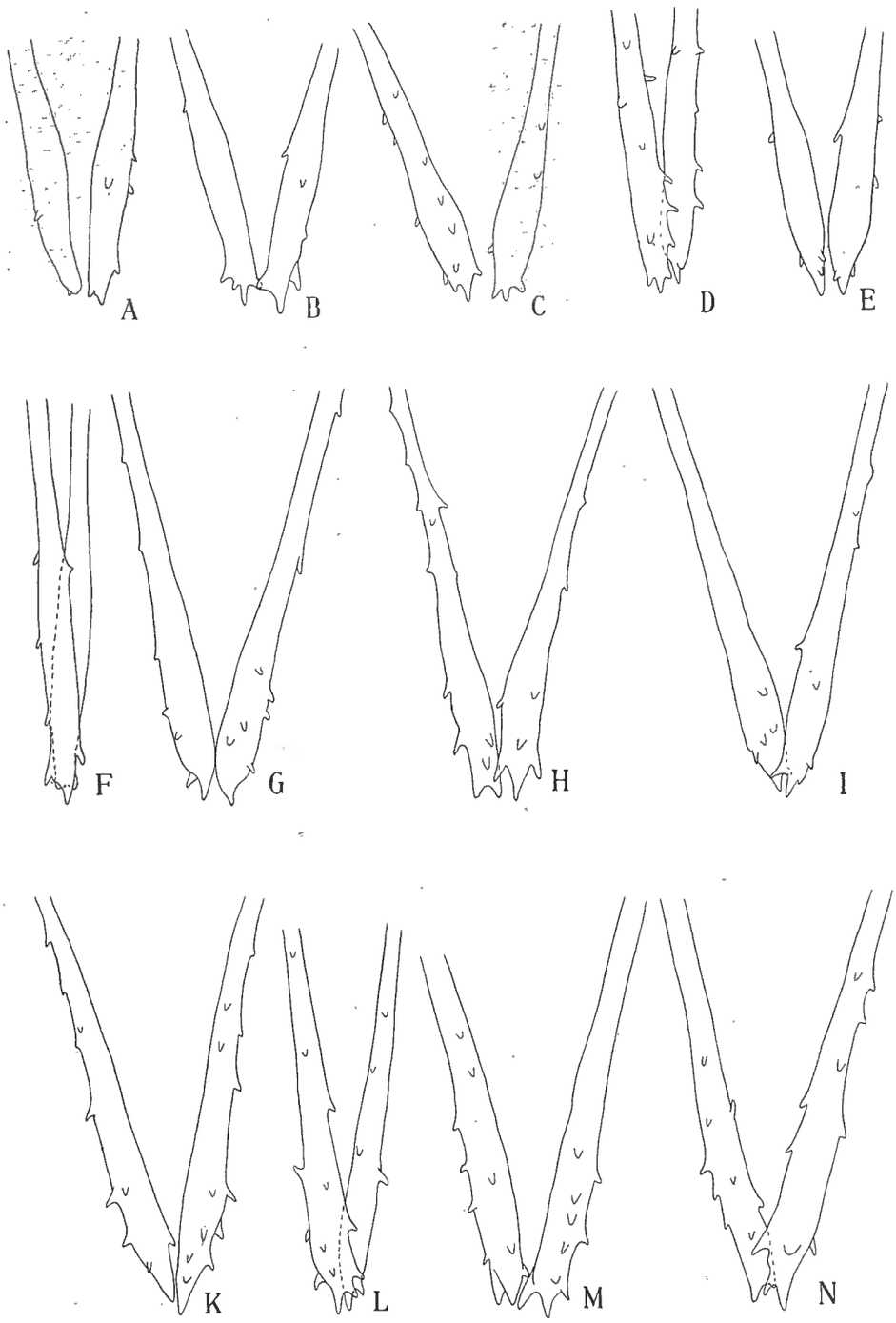


ABB. 7. — Körperstabenden von *Paracentrotus lividus*. — B, C, H, I, M, von der analen; A, E, G, K, N, von der abanalen; D (schräg), F, von der linken, L (schräg) von der rechten Seite. — A-F aus 7, G-N aus 9 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

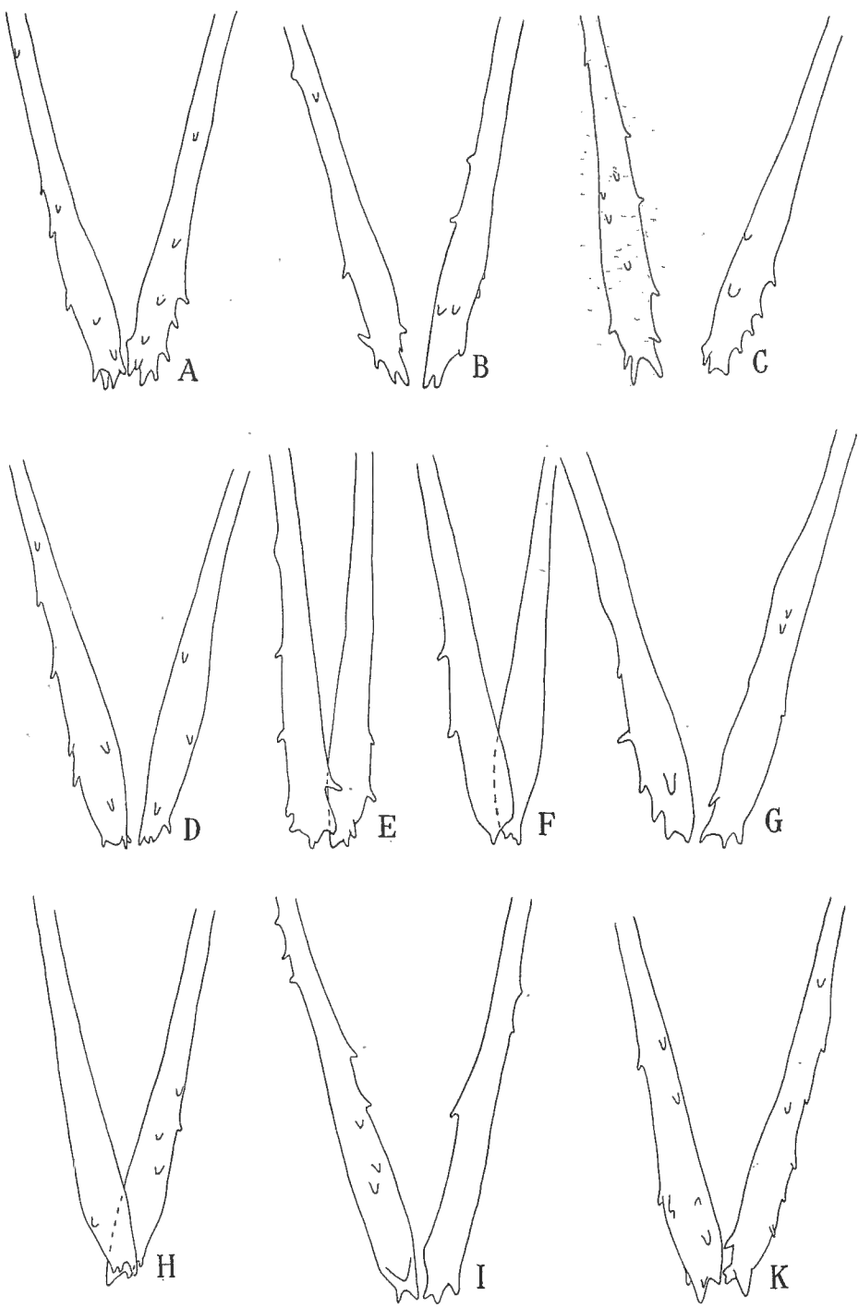


ABB. 8. — Körperstabenden von *Paracentrotus lividus*. — B, D, G, I, K, von der analen; A, C, H, von der abanalen Seite. — E und F, schräg links-anal. — A-G aus 12-13, H-K aus 20-21 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

einfache Keulenform bei *Parac.* beibehalten wird. Die Keulen können ziemlich mächtig werden, um sich dann plötzlich zu einer Spitze zu verjüngen. Die Stäbe sind mit kleinen Zacken besetzt. Diese Zacken werden am Ende der Keule oft etwas grösser und können so nahe aneinander sitzen, dass ihre Basen verschmelzen. Hierdurch, sowie durch einige besonders grosse Zacken, können wohl die Stäbe an ihrem Ende etwas unregelmässig verdickt werden (Abb. 7 L, M, 8 A, E, G, I, K), aber die hierdurch entstandenen Abweichungen von der typischen Keulenform können nicht mit den Höckern und Verästelungen bei *Psamm.* verglichen werden.

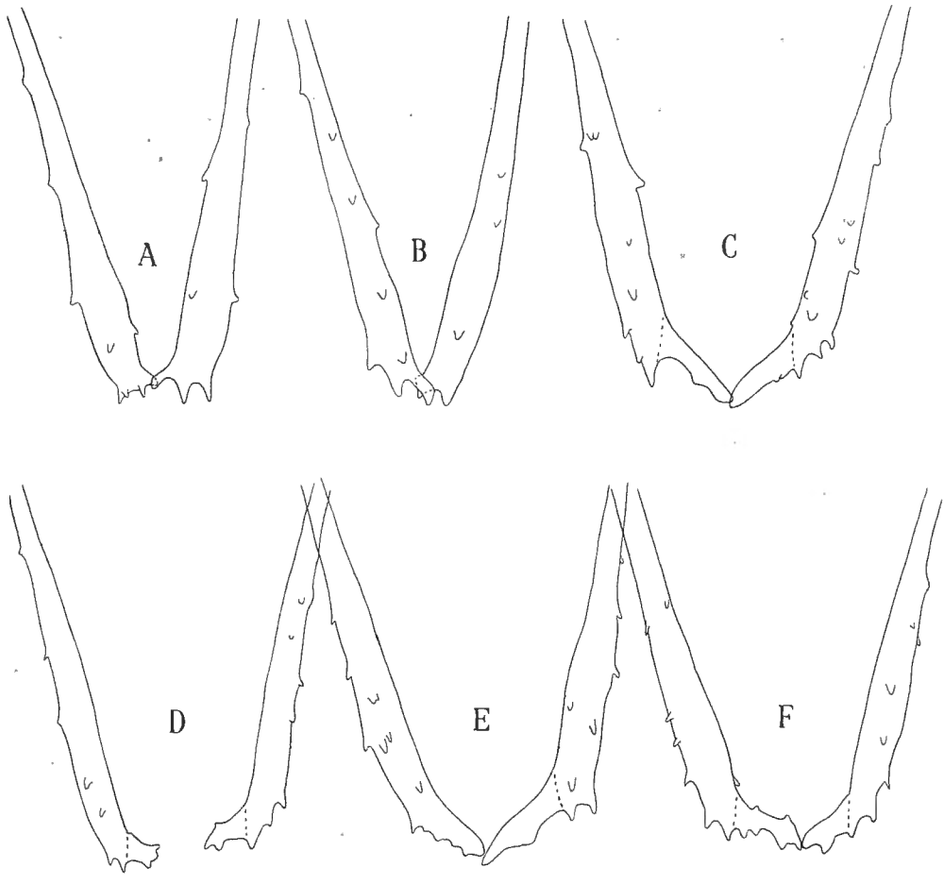


ABB. 9. — Körperstabformen von *Paracentrotus lividus*. — A, B, D, von der analen; C, E, F, von der abanalen Seite. — A, B aus 21, C-F aus 27 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

Noch nach **20-21** Tagen waren die Körperstäbe fast unverändert (Abb. 8 H-K, 9 A, B). In einigen Larven aber sah es aus, als ob nahe der Spitze ein Fortsatz schräg medialwärts-scheitelwärts herauswuchs (Abb. 9 A, B).

Nach **27** Tagen gaben die Körperstäbe ein ganz anderes Bild (Abb. 9 C-F). Man erhält zuerst den Eindruck, dass sie sich zu einander hingebogen haben.

Diese Biegung scheint mir nun auf die Weise zustande gekommen zu sein, dass der im vorigen Absatz angedeutete Fortsatz mächtig ausgewachsen ist. Ich glaube, man kann in jedem Fall raten, wo die ursprüngliche Stabspitze gelegen hat. In den Abbildungen habe ich durch eine punktierte Linie angegeben, wo ich mir die Grenze zwischen dem alten Stab und dem neuen Fortsatz vorstelle. Es sei besonders hervorgehoben, dass diese neuen Teile nur in der Ebene liegen, die durch die beiden Körperstäbe gelegt werden kann, und also nicht anal- oder abanalwärts abbiegen.

III. — Vergleich der beiden Arten.

Während die Enden der Körperstäbe bei *Psamm.* schon am vierten Tage anfangen, sich stark zu verdicken, Höcker auszubilden, sich zu gabeln oder zu verästeln, behalten die Körperstäbe bei *Parac.* drei Wochen lang die einfache Keulenform. Die bei *Parac.* in der vierten Woche entstehenden Gebilde ähneln bei oberflächlicher Betrachtung den Auswüchsen bei *Psamm.*, unterscheiden sich aber in Wirklichkeit von ihnen in mehreren Hinsichten. Sie werden etwa drei Wochen später angelegt. Sie liegen nur in derselben Ebene wie die Körperstäbe selbst, von links oder rechts aus betrachtet sehen sie also nur wie eine Verlängerung des Stabes aus, die übrigens nicht dicker als der ursprüngliche Stab ist. Dementgegen liegen die unregelmässigen Zweige und Höcker bei *Psamm.* nicht in der Ebene der Körperstäbe, sondern sind anal- oder abanalwärts gerichtet und werden oft dicker als der ursprüngliche Stab. Sie wachsen bei *Par.* in der Weise schräg nach unten (scheitelwärts) aus, dass der Körperstab, obwohl dadurch gebogen, doch etwas verlängert wird, während die Gabeläste bei *Psamm.* mehr senkrecht zum Körperstab stehen und, ebenso wie die Verdickungen, eigentlich oberhalb der ursprünglichen Stabspitze gebildet werden.

Es its wichtig im Gedächtnis zu halten, dass die *Psamm.*-Plutei ein Stadium, etwa am dritten Tage, durchmachen, das mit dem Stadium übereinstimmt, das für *Par.* während der ersten drei Wochen charakteristisch ist. Nach meinen Erfahrungen von Züchtungen sowohl von Echiniden wie von Asteridenlarven können sie nicht nur sehr früh ihre weitere Differenzierung einstellen, um dann allmählich reduziert zu werden, sondern auch sogar an Körpergrösse zunehmen, ohne dass eine entsprechende weitere Differenzierung der Organanlagen stattfindet. Dies wird für das Merkmal, das wir hier berücksichtigen, zur Folge haben, dass zwar eine *Psamm.*-Larve eine Zeitlang weiterleben kann, scheinbar gesund, ohne dass doch die Körperstäbe verdickt und verzweigt werden. Das heisst, dass ein *Psamm.*-Pluteus sozusagen nicht über das *Par.*-Stadium hinaus gelangt. Wenn man von einem sich auf diese Weise verhaltenden Bastard sagt, dass er nur reine *Par.*-Merkmale zeigt, dass die Eigenschaften von *Psamm.* sich nicht geltend machen können, so ist das vom Gesichtspunkt der Vererbung nicht immer zutreffend. Auf diese Frage kommen wir unten zurück.

Boveri (1895, S. 402 und 404) hat bei seinen ersten Merogonieversuchen diesen Unterschied der Arten nicht gekannt : « Ich habe wenigstens kein ein-

ziges Kriterium gefunden, um eine *Echinus*- von einer *Strongylocentrotus*-Larve unterscheiden zu können ». Und von *Psamm.* heisst es betreffs des Endes des Scheitelstabes : « Dieses ist in durchaus konstanter Weise zu einer mächtigen Keule angeschwollen, die, wie die übrigen Skelettbereiche auch, mit Spitzen und Zacken besetzt ist, aber niemals eine Tendenz zur Verästelung zeigt ». Es geht aus diesem Zitat hervor, dass BOVERI damals nur schlechte Larvenkulturen hatte, in welchen die Larven in ihrer Differenzierung nicht über unser Stadium von drei Tagen hinaus gekommen sind.

Die verästelten Keulen von *Psamm.* waren aber schon viel früher beschrieben und abgebildet worden, nämlich von JOH. MÜLLER (1852, S. 25). In älteren Larven fand er die früher keulenförmigen Körperstäbe so stark verästelt, dass sie einem Hirschgeweih glichen. In einer späteren Arbeit (1855, S. 4) bezeichnet er es als einen Unterschied der Larven von *Psamm.* und *Par.*, dass die Körperstäbe der ersteren verästelt, der letzteren keulenförmig sind. Die Entwicklung der Körperstäbe von einfachen Keulen zu verästelten Formen bei *Psamm.* wurde später von SEELIGER (1896) an Hand einer Reihe von Abbildungen beschrieben. Unsere Ergebnisse bestätigen vollkommen die Darstellung Seeligers. Auch VERNON (1898) hat die Verzweigung bei *Psamm.* gesehen. In seiner letzten Arbeit hat nun auch BOVERI (1918) den Unterschied der beiden Arten erkannt : « Bei *Parechinus* hinwiederum hat die Keule der Scheitelstäbe eine bei *Paracentrotus* in dieser Weise nicht vorkommende Neigung zu Astbildungen, manchmal so, dass sie tief gegabelt ist (.....), häufiger so, dass das angeschwollene Ende mit gröberen und feineren Zacken besetzt ist ».

In seiner Arbeit über Varianten, Bastarde und Chimären bezeichnet NÜMANN (1933) die von v. UBISCH 1932, Abb. 30, wiedergegebenen Scheitelstäbe von *Psamm. micr.* als extreme Varianten. Das Alter der fraglichen Larven wird nicht angegeben. Sie können wohl als extreme Varianten gelten, aber nur unter der Voraussetzung, dass sie aus jungen, 4, 5 Tage alten Larven stammen, und dass dies angegeben wird. Denn keiner von ihnen hat die Dicke und Grösse der Keulen erreicht, die wir als typisch für z. B. 8, 9 Tage alte Larven gefunden haben (Abb. 5). Der *Psamm.*-Charakter ist also noch ausgesprochener, als es aus den betreffenden Figuren v. Ubischs hervorgeht.

Wir werden jetzt unsere Ergebnisse so darstellen, wie sie in Neapel 1931-1932 erhalten wurden. Betreffs einiger weiteren Komplikationen im Bau der Körperstäbe, welche ich erst später gewahr wurde, verweise ich auf den Abschnitt « Kritische Besprechung der Ergebnisse ».

F. — HYBRIDEN

I. — Psammechinus microtuberculatus ♀ × Paracentrotus lividus ♂

Diese Kombination kann bis 100 % Befruchtung geben, und die Larven entwickeln sich sehr gut.

Wir geben zuerst einige Zeichnungen von 8-9 Tage alten Larven wieder. In diesem Alter waren von *Psamm.* schon längst dicke, verästelte Keulen aus-

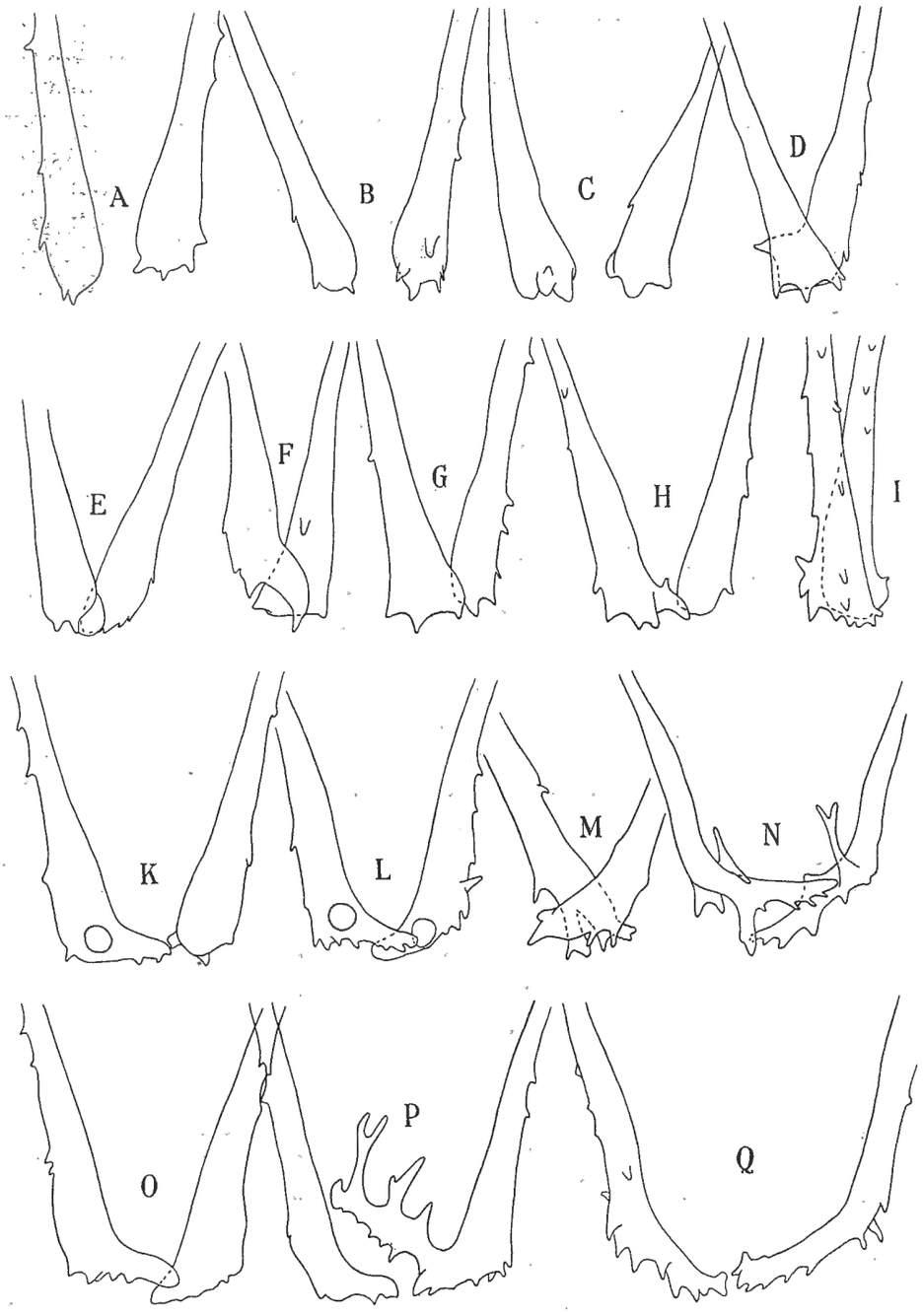


ABB. 10. — Körperstabenden aus Hybriden *Psammechinus microtuberculatus* ♀ × *Paracentrotus lividus* ♂. — A-D, M, Q, von der analen; E, H, L, N-P, von der abanalen; F-G (schräg); I, K, von der linken Seite. — A-I aus 8-9, K aus 11, L aus 13, M, N aus 18, O, P aus 23 und Q aus 26 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

gebildet. Die meisten Körperstäbe der Bastarde stellen in der Tat Zwischenformen dar. Im Anschluss an unsere Darlegunzen im vorigen Abschnitt können wir nicht mit Sicherheit sagen, dass diejenigen Larven, welche einfache *Parac.*-Keulen haben, vom Vater dominiert werden, denn es handelt sich hier mit grösserer Wahrscheinlichkeit um solche Larven, die auf dem Stadium stehen geblieben sind, das auch bei *Psamm.* nur die *Parc.*-ähnlichen Keulen besitzt.

Die gut entwickelten Larven zeigen aber Zwischenformen (Abb. 10). In einigen Fällen sind die Stäbe im untersten Teil nur angeschwollen, in einer Weise, die wir bei *Parac.* nicht wiederfinden (Abb. 10 A-G). Oft breiten sich die Keulen aber seitlich aus, sowohl medial als anal und abanal (Abb. 10 H, I). Dieselbe starke Gabelung und Entwicklung wie bei *Psamm.* finden wir aber nicht. Einige Tage später (11-13 Tage) sind die Körperstäbe vielleicht in den gebogenen Teilen etwas länger geworden (Abb. 10 K, L).

Nach 18 Tagen fanden sich bei einigen ziemlich dünne Zweige (Abb. 10 M, N), andere blieben unverändert. Nach 23-26 Tagen (Abb. 10 O-Q) hatten einige der besten Larven lange, medialwärts gerichtete Auswüchse. Wahrscheinlich hat sich hier die *Parac.*-Neigung, zu dieser Zeit solche Auswüchse zu bilden, geltend gemacht.

Die Tendenz zur Gabelung der Körperstäbe ist bei diesen Bastarden viel geringer und im grossen ganzen ist die Verdickung und Verästelung der Körperstäbe schwächer als bei *Psamm.*

II. — Paracentrotus lividus ♀ × Psammechinus microtuberculatus ♂.

Die Befruchtungsziffer ist nicht so hoch für diese Kombination wie für die vorige. Da ich nur anderthalb Monate für diese Untersuchung zur Verfügung hatte, ging mein Bestreben darauf aus, so viele Merogone wie möglich zu erhalten. Ich habe mir deshalb nicht Zeit genommen, die Befruchtungsziffer bei den Bastardierungen zu ermitteln. Betreffs der Möglichkeit, verschiedene Seeigelarten in Neapel zu kreuzen, sei auf die Arbeiten Elsters (1932, 1934, 1935) verwiesen.

Wie die *Psamm.*-Larven grösser als diejenigen von *Parac.* sind, sind auch die Bastarde mit *Psamm.* ♀ grösser als die der jetzt vorliegenden Kombination (Abb. 4 C, D). Auch diese Larven entwickeln sich sehr gut.

Die Abbildungen der Körperstäbe (Abb. 11 A-K) sind fast identisch mit denen der vorigen Kombination. Auch hier zeigen beide Stäbe Zwischenformen, oder der eine gleicht mehr *Psamm.*, der andere *Parac.* Auch hier finden wir in den ältesten Larven die Stäbe besonders stark medialwärts gebogen (Abb. 11 K, L). Die Erklärung dürfte wieder sein, dass die *Psamm.*-Tendenz, Auswüchse zu bilden, früher von *Parac.* gehemmt, jetzt von der *Parac.*-Eigenschaft, in einem späten Stadium medialwärts gerichtete Gebilde hervortreten zu lassen, unterstützt wird.

Eine Art Längsspaltung wie in der Abb. 11 F hat schon SEELIGER (1896) sowohl bei reinen *Psamm.*-Keimen wie bei Bastarden mit *Sphaerechinus* beschrieben und abgebildet.

Zusammenfassend lässt sich m. E. sagen, dass die Körperstäbe in den gut entwickelten Bastarden von *Psamm.* und *Parac.*, in beiden Richtungen gekreuzt, Zwischenformen darstellen.

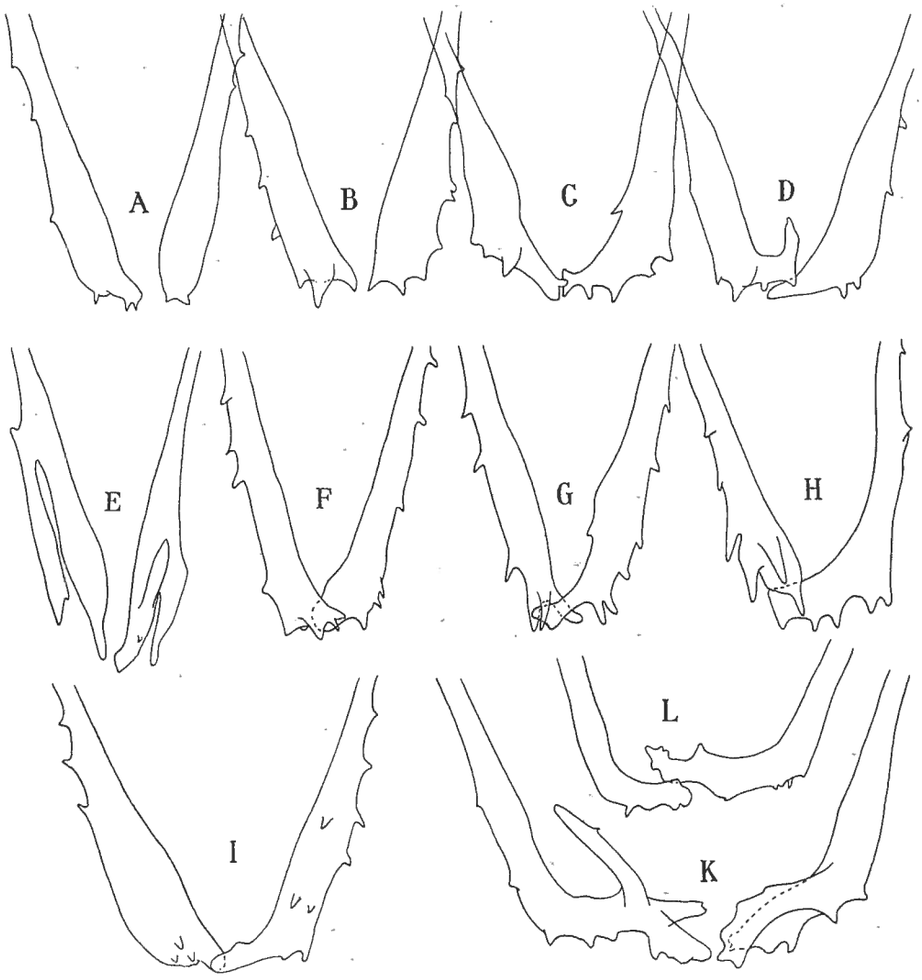


ABB. 11. — Körperstabenden aus Hybriden *Paracentrotus lividus* ♀ × *Psammechinus microtuberculatus* ♂. — A, C, E-G, L, von der analen; B, D H-K, von der abanalen Seite. A-E aus 8-9, F-H aus 11, I-L aus 23 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

G. — HOMOSPERME MEROGONE

Ergebnisse an heterospermen Merogonen können erst dann eine Bedeutung gewinnen, wenn gezeigt worden ist, dass homosperme Merogone sich typisch entwickeln. Es muss also festgestellt werden, dass die Haploidität an und für

sich nicht zu Abnormitäten führt, und dass auch durch die Operation keine solche verursacht werden. Eier der beiden Arten wurden in der früher beschriebenen Weise entkernt und dann arteigen besamt. Die Befruchtungsziffer war etwa 100.

Man kann nicht erwarten, dass diese Keime sich ebenso gut wie Kontrollarven oder Hybride entwickeln werden. Erstens kann die haploide Chromosomengarnitur die Ursache einer Schwäche sein. Zweitens sind die Eier doch angeschnitten worden, wobei also nicht, wie bei Operationen in Furchungsstadien, Zellen voneinander getrennt werden, sodern eine Zelle durchschnitten wird. Drittens wird ja ein Stück des Zytoplasmas fortgenommen, das für die Entwicklung von besonderer Bedeutung sein könnte. Zwar haben wir S. 818 auseinandergesetzt, dass das Letzterwähnte wahrscheinlich nur selten zutrifft, aber die drei angedeuteten Ursachen zu einer mangelhaften Entwicklung sind doch zusammen sicher nicht bedeutungslos.

Es gilt also hier, wie bei den reinen Arten und den Bastarden, sich nicht von den einfachsten Typen leiten zu lassen, sondern nur die am besten differenzierten Larven zu berücksichtigen. Es gilt festzustellen, ob der positive Charakter, die Verdickungen und Verästelungen von *Psamm.*, überhaupt auftreten kann oder nicht.

I. — Psammechinus microtuberculatus Zytoplasma + Psammechinus microtuberculatus Kern.

Insgesamt 76 entkernte Eier (von 5 Eisätzen) wurden besamt. 39 von ihnen wurden in einem Alter von 8-13 Tagen abgezeichnet (Abb. 12). Die übrigen waren früher mehr oder weniger reduziert worden oder zugrunde gegangen. Von den 39 abgezeichneten Larven wiesen 11 nur *Parac.*-ähnliche Körperstäbe auf. Sie waren also nicht über die einfache Keulenform hinausgekommen. Die übrigen 26 besassen alle mehr oder weniger ausgeprägte Verdickungen, Auswüchse und Verästelungen, die dem *Parac.* fremd sind, wohl aber zu dem *Psamm.*-Typus in Beziehung gesetzt werden können. In vielen Fällen ist die Uebereinstimmung mit den normalen *Psamm.*-Stäben vollständig. Man vergleiche z. B. die sich verbreiternden Keulen Abb. 13 A und Abb. 5 F, dann die Abb. 13 C und 5 M. Schliesslich einige Beispiele von älteren Larven (Abb. 13 H, I), deren Körperstäbe mit den vollentwickelten *Psamm.*-Stäben (Abb. 5 S) übereinstimmen. In anderen Larven aber werden die Charaktere weniger scharf ausdifferenziert. Ohne im « *Parac.*-Stadium » zu bleiben, erhalten sie doch nicht die typischen *Psamm.*-Merkmale, auch nicht in deren erster Anlegung. Die Stäbe können sich verzweigen, ohne zuerst die typische Verdickung durchzumachen (Abb. 13 F), oder bleiben auf einem « Jugendstadium » stehen, das an die Bastarde erinnert (Abb. 13 B, D, G). Es sieht aus wie « wollen, aber nicht können ».

Die Mehrzahl der einigermassen gut entwickelten Larven haben also mehr oder weniger starke *Psamm.*-Charaktere entwickelt, bis zu vollkommen typi-

schen. Viele gleichen mehr Jugendstadien oder Bastarden. Einige weisen (infolge der Haploidität oder aus anderen Ursachen?) eine Verzweigung von dünnen Stäben auf, die man normalerweise nicht findet.

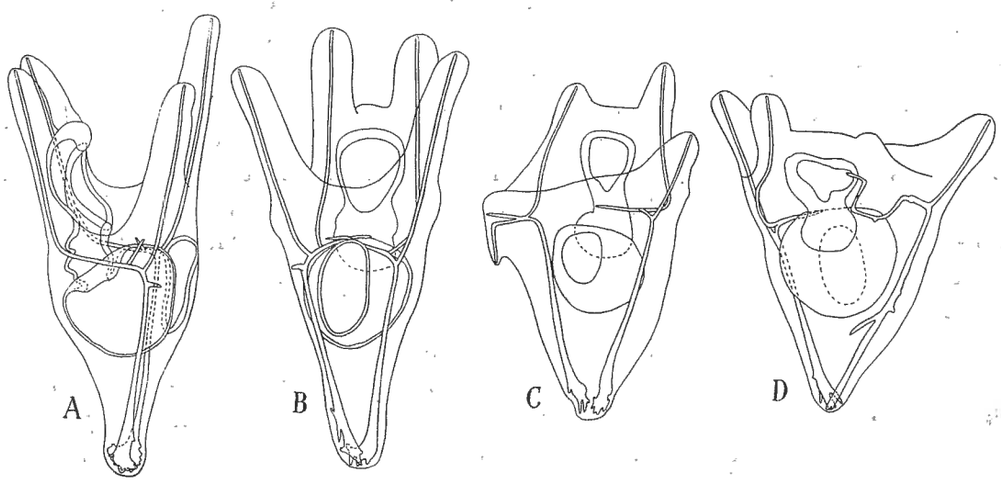


ABB. 12. — A, B, gut; C, D, weniger gut entwickelte homosperme Merogone von *Psammechinus microtuberculatus*. — Alter 8-11 Tage. — A, von rechts; B, C, anal; D, abanal. Vergr. 170/1.

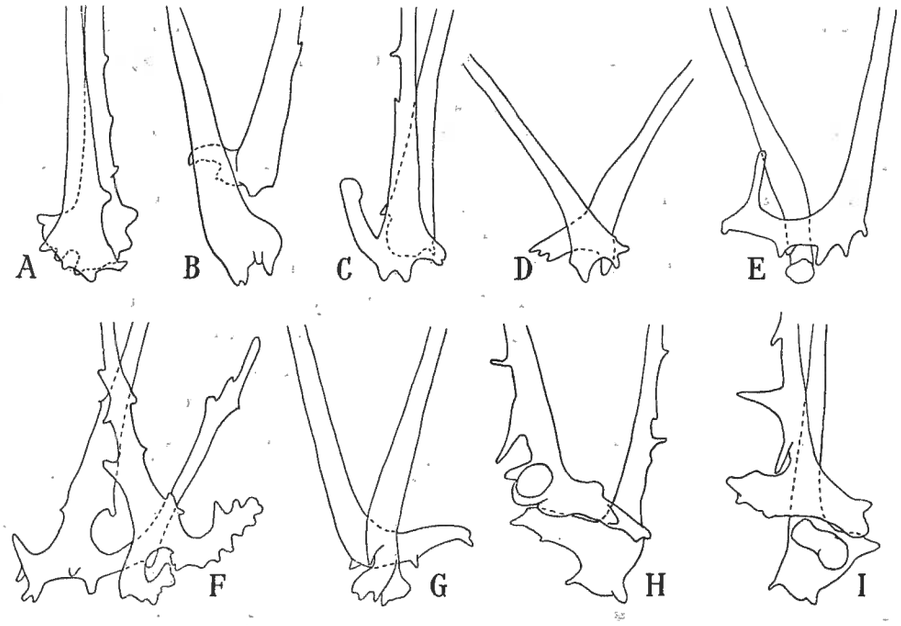


ABB. 13. — Körperstabenden von homospermen Merogonen *Psammechinus microtuberculatus*. — D, H, von der abanalen; B, C, I, von der linken, A, F, von der rechten Seite; E, G, schräg. — Alter A 8, B-G 10-11, H-I 13 Tage. Vergr. 500/1.

II. — Paracentrotus lividus Zytoplasma + Paracentrotus lividus Kern.

50 entkernte Eier wurden arteigen besamt. Die 13 besten Plutei, welche die dicksten Keulen hatten, wurden in einem Alter von 7 und 9 Tagen abgezeichnet (Abb. 14). Das Material ist leider nicht gross, aber eindeutig.

Die Stäbe sind alle vom *Parac.*-Typus (Abb. 15). In einigen Fällen sind die Zacken ungewöhnlich gross, entweder viele (Abb. 15 H) oder nur einer (Abb. 15 F, G). Von solchen Anschwellungen und Höckern wie bei *Psamm.* kann jedoch nicht die Rede sein.

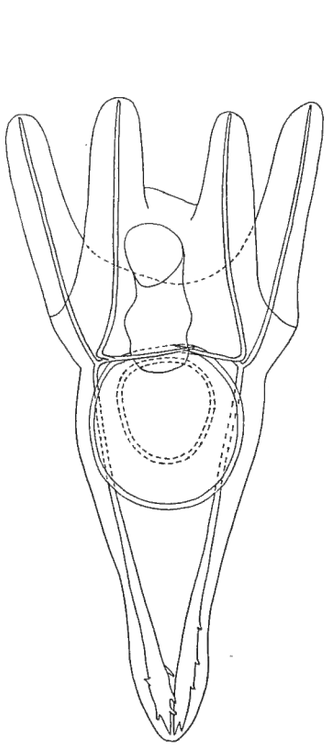


ABB. 14.

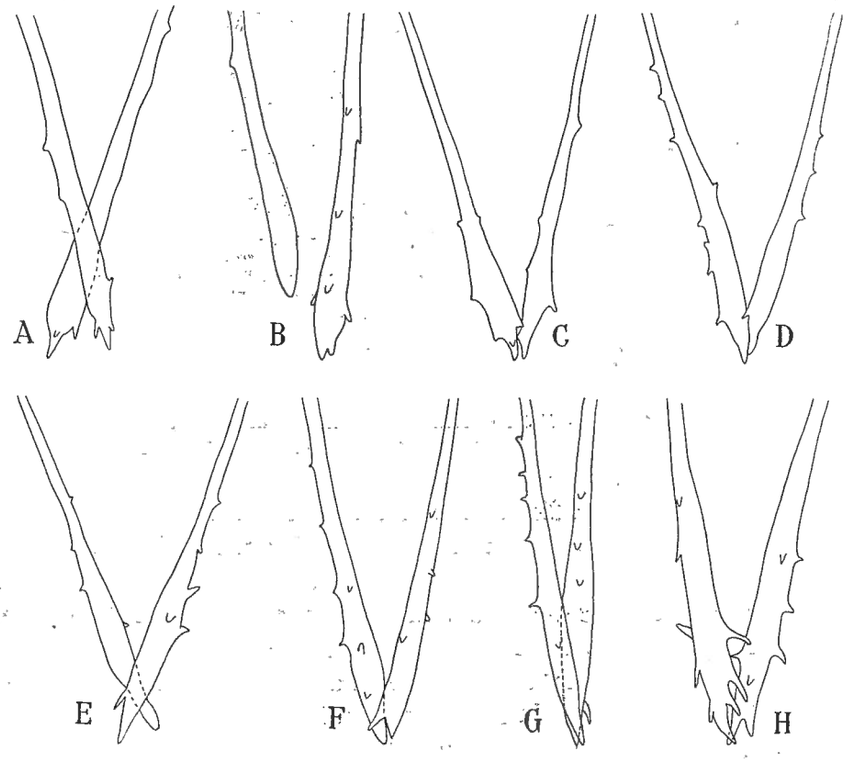


ABB. 15.

ABB. 14. — Homospermer Merogon *Paracentrotus lividus*, 9 Tage alt, von der Abanalseite. Vergr. 260/1.

ABB. 15. — Körperstabenden von homospermen Merogonen *Paracentrotus lividus*. A, D-F, von der analen; C, H, von der abanalen; B (schräg), G, von der linken Seite. — A, B 7, C-H 9 Tage alte Larven. Vergr. 500/1.

H. — HETEROSPERME MEROGONE

I. — Paracentrotus lividus Zytoplasma + Psammechinus microtuberculatus Kern.

Die einfache Keulenform als Artcharakter wird hier durch das Zytoplasma, die höckerigen Auswüchse durch den Kern repräsentiert. Falls das fragliche Merkmal durch den Kern allein überführt wird, könnten wir also in diesem Fall

verdickte und verzweigte Körperstäbe erwarten. Solche sind auch in verhältnismässig grosser Zahl aufgetreten.

Wie bei der Kreuzung *Parac.* ♀ + *Psamm.* ♂ werden nicht alle Eier befruchtet. In acht Versuchsserien wurden insgesamt 385 entkernte Eier besamt. Die Befruchtung gelang bei 233 von ihnen. Die Befruchtungsziffer variierte zwischen 25 und 96 %. Bei Zusatz von viel Spermien wurde eine grössere Anzahl Eier befruchtet, als es kurz vorher mit einer nur geringen Spermaquantität der Fall war (vgl. ELSTER, 1934). Ausser den erwähnten 233 befruchteten Eiern liegen noch 99 solche vor, so dass insgesamt 332 die Entwicklung begannen. Es wurde aber nicht notiert, wieviele entkernte Eier in den entsprechenden Versuchen besamt wurden. Die Befruchtungsziffer spielt ja aber für uns keine Rolle.

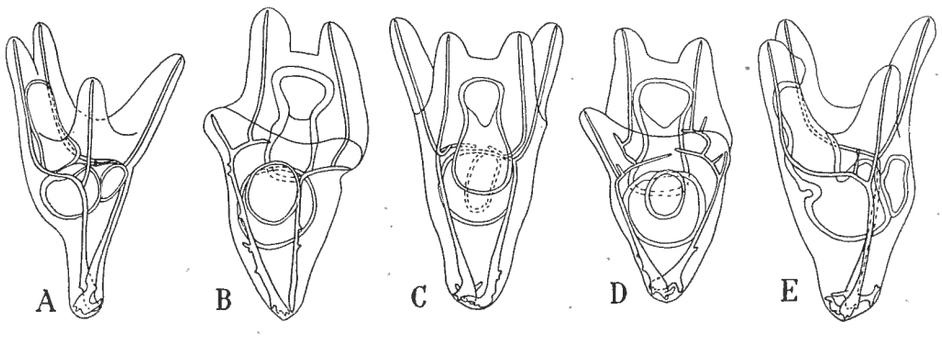


ABB. 16. — Heterosperme Merogone *Paracentrotus lividus* Zytopl. + *Psammechinus microtuberculatus* Kern, 8-11 Tage alt. Vergr. 160/1.

Von den 332 Keimen haben sich nur verhältnismässig wenige zu guten Plutei entwickelt, nämlich 80, die in einem Alter von 7-15 Tagen abgezeichnet wurden (Abb. 16). Die übrigen haben sich schlecht differenziert. Sie sind früh zugrunde gegangen oder haben nur ein kümmerliches Skelett besessen, dessen Körperstäbe sich nicht in den Scheitelpol hinein erstreckten und infolgedessen überhaupt keine Keulen haben hervorbringen können. Die besten Larven haben sich zwei Wochen entwickeln können, sie nahmen Nahrung auf, wuchsen und schwammen munter umher.

Da nur 80 der 332 Keime sich einigermassen gut entwickelt haben, ist es nicht verwunderlich, dass 31 der 80 Plutei auf dem « Jugendstadium » mit einfachen Keulen (*Parac.*-Form) stehen geblieben sind. Wir geben hier in den Abb. 17 diejenigen Körperstäbe der übrigen 49 Plutei wieder, welche das *Psamm.*-Merkmal am schönsten aufweisen. Wir ersehen aus dieser Abbildung, dass alle die für *Psamm.* kennzeichnenden Charaktere : Verdickung und Gabelung der Stäbe, Entstehung von Höckern und Zweigen, uns hier begegnen. Es steht wohl ausser allem Zweifel, dass wir hier deutliche *Psamm.*-Merkmale vor uns haben, durch den Kern (eigentlich : das Spermium) in Zusammenarbeit mit artfremdem Zytoplasma bedingt. In anderen Larven ähneln die Stäbe mehr jüngeren Stadien

von *Psamm.* wo die Charaktere wohl ausgeprägt sind, aber noch nicht ihre volle Höhe erreicht haben, oder auch älteren Stadien von Bastarden (vgl. Abb. 17, 10 u. 11). Selbstverständlich finden wir dann alle Uebergänge zu dem reinen *Parac.*-Typus = dem Jugendstadium von *Psamm.* Schliesslich kommen auch solche, etwas abweichende, dünne, aber doch verzweigte Formen vor, welche wir schon unter den haploiden *Psamm.*-Larven kennenlernten.

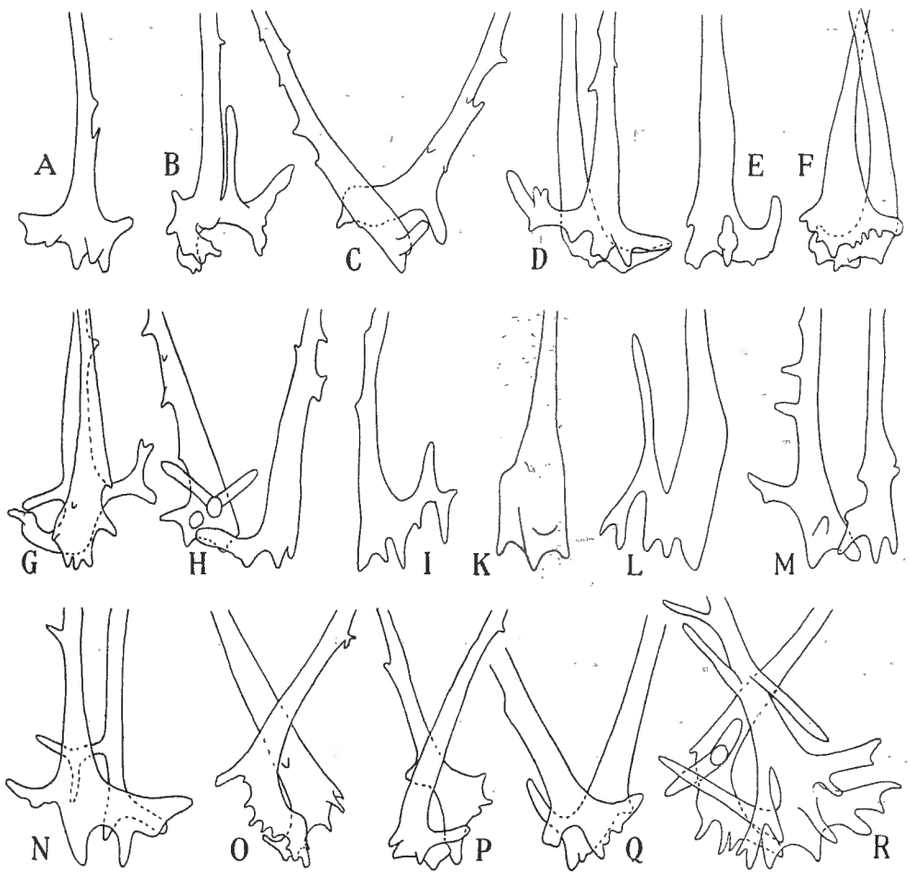


ABB. 17. — Körperstabenden von heterospermen Merogonen *Paracentrotus lividus* Zytopl. + *Psammechinus microtuberculatus* Kern. — C, P, anal; H, O, Q, abanal; L, schräg anal-rechts; M, schräg abanal-links; D, E, I, K, N, R, von links; A, B, F, G, von rechts. E aus 6, L aus 7, D, G, H aus 8, C, F, I, K, O, Q aus 9, M, N aus 10, A, B, P, R aus 11 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

Soviel ich weiss, ist hier zum ersten Mal gezeigt worden, dass ein heterospermer Merogon wochenlang leben und Nahrung aufnehmen kann, und dass ein Artcharakter in ihm ausdifferenziert wird. Letzterer ist in diesem Falle dem Kern gefolgt.

II. — Psammechinus microtuberculatus Zytoplasma + Paracentrotus lividus Kern.

Das Zytoplasma gehört also der Species mit höckerigen Körperstäben an, der Kern stammt aus der Art mit einfachen Keulen. Wird das fragliche Merkmal durch den Kern auf die Nachkommen überführt, sollten alle Körperstäbe die einfache Keulenform besitzen.

374 entkernte *Psamm.*-Eier wurden besamt, fast alle auch befruchtet. Die Befruchtungsziffer ist also hier höher als bei der vorigen Kombination. Dies steht in Uebereinstimmung mit der Tatsache, dass auch bei Bastardierung die *Psamm.*-Eier sich leichter als die *Parac.*-Eier befruchten lassen. Uebrigens sei hervorgehoben, dass ich in den Versuchen mit entkernten Eiern, sei es bei homo- oder (mit *Psamm.*-Eiern) bei heterospermer Besamung, oft eine höhere Prozentzahl befruchteter Eier als in den Kontrollen erhielt. Das Ei scheint nach der Operation für das Spermium zugänglicher zu sein als vor derselben.

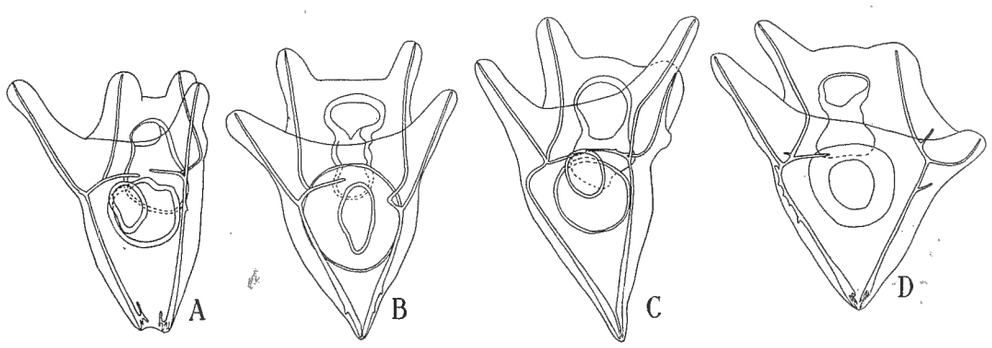


ABB. 18. — Heterosperme Merogone *Psammechinus microtuberculatus* Zytopl. +*Paracentrotus lividus* Kern. — A, C 9, D 10 und B 12 Tage alt. Vergr. 160/1.

Von den 374 Keimen haben sich nur 66 zu Plutei entwickelt, die an Grösse zunahmen und ein gutes Skelett besassen, dessen Körperstäbe in den Scheitel hineinreichten. Sie wurden in einem Alter von 7-20 Tagen abgezeichnet (Abb. 18).

Zu meinem Erstaunen stellte es sich heraus, dass nicht alle Plutei nur einfache Keulen erhielten. In vielen traten Auswüchse und Verdickungen auf, die ich damals weder bei normalen noch bei haploiden *Parac.* gefunden hatte, und die in einigen Fällen stark an die typischen *Psamm.*-Merkmale erinnerten (Abb. 19). Andere Bildungen waren den schlichteren Zweigen und Höckern ähnlich, die wir schon von den haploiden *Psamm.*-Kulturen oder von den heterospermen Merogonen mit *Psamm.*-Kern her kennen.

Während in der vorigen Kombination, dem Kern folgend, die Mehrzahl der Plutei den *Psamm.*-Typus erhielten, blieben diesmal 42 Larven *Parac.*-ähnlich, während nur 22 sich mehr oder weniger dem *Psamm.*-Typus näherten. In Abb. 19 A-D geben wir einige der einfachen Keulen wieder. In Abb. 19 E haben

sich die Stäbe gerade am Ende stark verdickt. Gegenstücke zu diesen Gebilden finden wir in normalen *Psamm.*-Larven bei dem Uebergang vom Jugendstadium zum *Psamm.*-Typus und in Bastarden. Besonders *Psamm.*-artig sieht nun die Larve Abb. 19 I aus, in welcher die beiden Stäbe mit medialwärts gerichteten, verzweigten Auswüchsen versehen sind, sowie der Körperstab Abb. 19 F. Aehnliche, obwohl schwächer ausgebildete Verdickungen und Höcker finden wir in Abb. 19 G, H. Die Stäbe Abb. 19 M zeigen eine eigentümliche Verzweigung

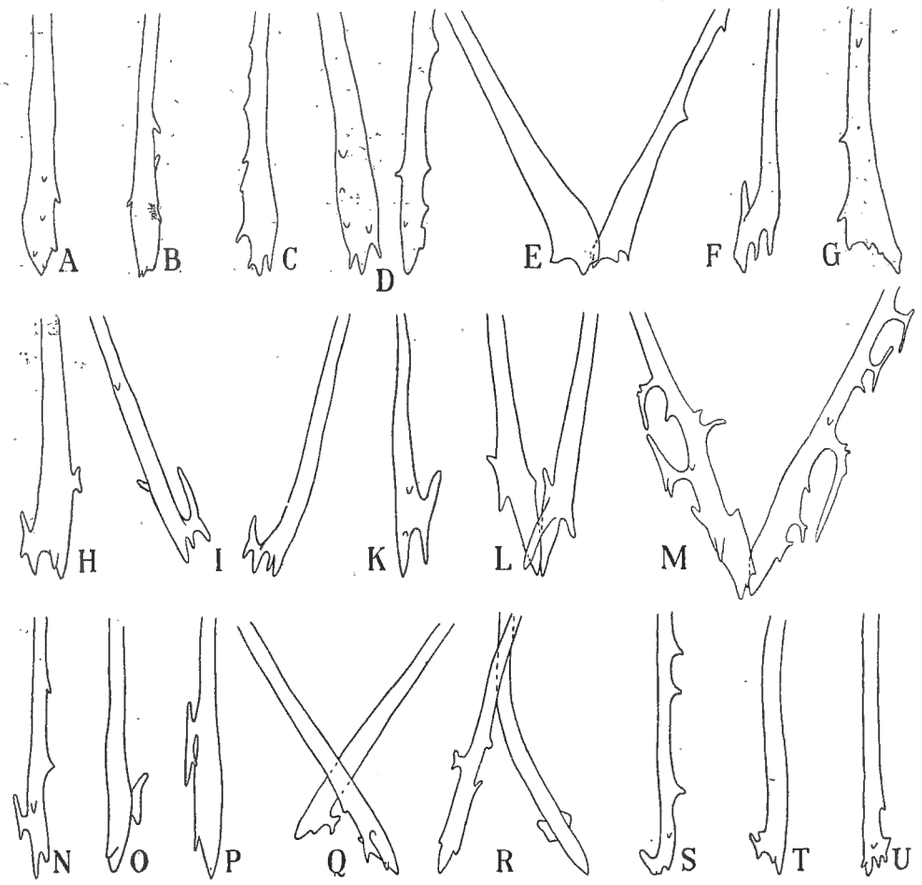


ABB. 19. — Körperstabenden von heterospermen Merogonen *Psammechinus microtuberculatus* Zytopl. + *Paracentrotus lividus* Kern. — B, E, G, I-L, N, O, Q, von der analen; A, C, F, M, P, S, T, von der abanalen; D, R, U, von der linken, H, schräg von der rechten Seite. — H, I, L-P, R, T aus 8-9, A-G, Q, U aus 10, K, S aus 12 Tage alten Larven. Vergr. 500/1.

worauf wir S. 851 zurückkommen. Mehrmals begegnet uns etwas oberhalb der Spitze ein medialer Auswuchs, der sich sofort in zwei Aeste spaltet, die dem Körperstab parallel gerichtet sind (Abb. 19 K, L, N-R).

In diesem Versuch haben wir also positive Charaktere gefunden, die nicht

der Spezies des Kernes angehören, sondern für die Spezies des Zytoplasmas kennzeichnend sind, oder jedenfalls, um uns vorsichtig auszudrücken, bei der Spezies des Kernes normalerweise nicht vorkommen. Eine nähere Diskussion des Wertes dieser Ergebnisse verschieben wir bis auf S. 847.

I. — KEIMBLATTCHIMÄREN NORMALER KEIME + HETEROSPERMER MEROGONE

Da es sich also gezeigt hatte, dass die heterospermen Merogone sich überraschend gut entwickelten, war der zuerst geplante Versuch, Keimblattchimären von normalen Keimen und heterospermen Merogonen herzustellen (vgl. S. 815), eigentlich überflüssig. Ich habe jedoch einige solche Plutei gezüchtet. Die Ergebnisse sind erwähnenswert. Wir wissen schon (S. 816), wie solche Versuche ausgeführt werden müssen, um einwandfrei zu sein.

I. — Präsumtives Ektoderm Parac. + Mikromeren Parac. Zytoplasma, Psamm. Kern.

Vor dem Implantieren in das gesamte präsumtive Ektoderm (Abb. 20) wurden die Mikromeren mit Nilblausulfat gefärbt, damit festgestellt werden könnte.

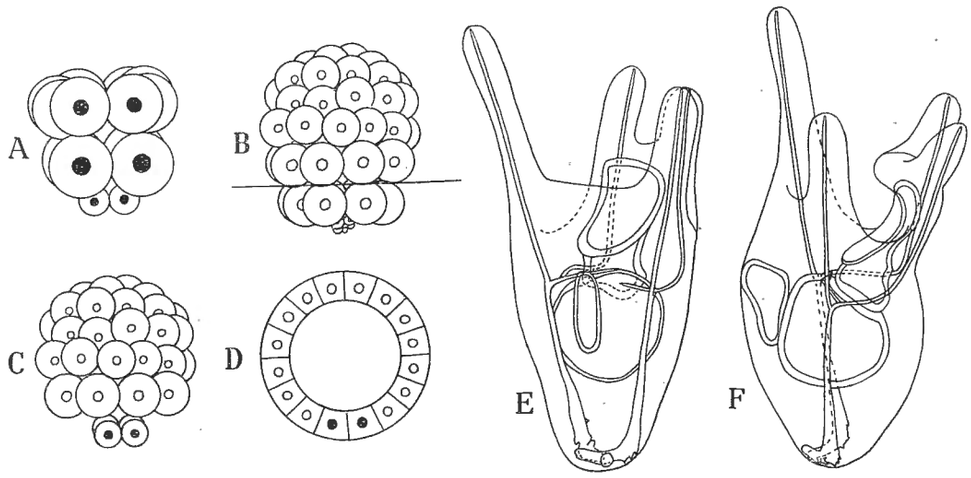


ABB. 20. — Chimären aus dem gesamten präsumtiven Ektoderm von *Paracentrotus lividus* und den Mikromeren von einem heterospermen Merogon *Paracentrotus* Zytoplasma + *Psammechinus microtuberculatus* Kern. — A-D zeigt schematisch die Operation. Zytoplasma und Kerne von *Parac.*, weiss; Kerne von *Psamm.*, schwarz; Zytopl. von *Psamm.* (in Abb. 21 A) punktiert.
Die Mikromeren eines Merogons werden im 16-Zellenstadium (A) abpräpariert und in das präsumtive Ektoderm (B) eines *Parac.*-Keimes implantiert (C). — Obwohl nur die Kerne der Skelettzellen von *Psamm.* stammen (D), sieht der Pluteus dank der Form der Körperstabenden wie ein *Psamm.*-Pluteus aus (E, F). Vergr. E, F 160/1.

dass die Skelettbildnerzellen alle aus den Mikromeren entstehen. Denn bei « subäquatorialen » Eiern, d. h. solchen, in welchen die dritte, äquatoriale Furche vegetativ verschoben liegt, können Skelettbildnerzellen auch aus veg_1 gebildet

werden — siehe HÖRSTADIUS 1935 S. 322. Nur drei Keime dieser Zusammensetzung wurden hergestellt (Abb. 20). In allen war das primäre Mesenchym blau, das sekundäre aber ungefärbt, das letztere war also von den Mikromeren induziert worden.

Nach zehn Tagen war eine Larve gestorben und eine hatte sich zu einem Pluteus entwickelt, der jetzt nicht mehr ganz gesund aussah, und in dem die Körperstäbe überhaupt keine keulenförmige Anschwellung erhalten hatten. Die dritte stellte einen schönen Pluteus dar, der wie eine *Psamm.*-Larve aussah. Sie wurde drei Tage später abgezeichnet (Abb. 20 E-F). Die beiden Körperstäbe haben grosse, medial-ventralwärts gerichtete Auswüchse, die aber in analer Ansicht nicht beide so deutlich hervortreten, weil der eine mehr medial, der andere mehr anal ausgewachsen ist. Die lebende, stetig kreiselnde Larve machte jedoch vollkommen den Eindruck einer *Psamm.*-Larve, und doch gehören nur die Kerne der Skelettbildnerzellen dieser Spezies an!

II. — Präsumtives Ektoderm, Entoderm, Mesoderm und sekundäres Mesenchym Parac. + Mikromeren (Skelettbildnerzellen) Parac. Zytoplasma, Psamm. Kern.

In zwei der drei Keime fiel die Vitalfärbung der Mikromeren zu schwach aus, um mit Sicherheit entscheiden zu können, ob die Skelettbildnerzellen nur von den implantierten, bastardmerogonischen Mikromeren herrührten, die in einen *Parac.*-Keim an Stelle seiner Mikromeren eingesetzt worden waren. In dem dritten Keim war die Färbung befriedigend, das primäre Mesenchym blau. In der elf Tage alten Larve hatte der eine Körperstab sich überhaupt nicht verdickt, der andere aber verbreiterte sich in derselben Weise, die für junge *Psamm.*-Plutei kennzeichnend ist.

III. — Präsumtives Ektoderm Psamm. + Mikromeren Psamm. Zytoplasma, Parac. Kern.

In den beiden obenstehenden Versuchen war es eigentlich nicht notwendig, genau zu untersuchen, ob die Skelettbildnerzellen nur aus den implantierten Mikromeren stammten. Wir wollten sehen, ob die im Verhältnis zu *Parac.* positiven *Psamm.*-Merkmale nur durch die Kerne der Skelettbildnerzellen bedingt sein konnten. Und da dies der Fall war, konnte es nicht einer Beimischung von *Parac.*-Skelettbildner zugeschrieben werden, denn solche hätten, wenn vorhanden, nur die Ausbildung der *Psamm.*-Merkmale verhindert oder abgeschwächt. In der jetzt in Frage stehenden Kombination dürfen aber keine Skelettbildner des normalen Keimes in Tätigkeit sein, denn sie könnten dann zur Entstehung von Höckern führen, welche die zu prüfenden Skelettbildnerzellen nicht hätten bilden können. Wenn das fragliche Merkmal durch den Kern auf die Nachkommen überführt wird, sollten wir hier eine Larve vom *Parac.*-Typus erhalten, obwohl die ganze Larve mit Ausnahme der Kerne der Skelettbildnerzellen *Psamm.* repräsentiert.

Leider erfüllen unsere zwei Larven nicht diese Forderung. Sie wurden früher als die obenerwähnten hergestellt, dabei die Mikromeren nicht gefärbt. Die beste der Larven geben wir jedoch hier wieder (Abb. 21). Nehmen wir an, dass nur die implantierten Skelettbildner mit im Spiele gewesen sind, so würden die für *Parac.* ungewöhnlich grossen Zacken und die Verdickung und Spaltung wie in den Merogonen *Psamm.* Zytoplasma + *Parac.* Kern dem Einfluss des Zytoplasmas zuzuschreiben sein. Sie erinnern an ähnliche Gebilde bei den erwähnten Bastardmerogonen. Dies ist der Grund, weshalb wir die Abb. 21 wiedergeben. Haben sich aber Skelettbildnerzellen, die regulatorisch aus dem

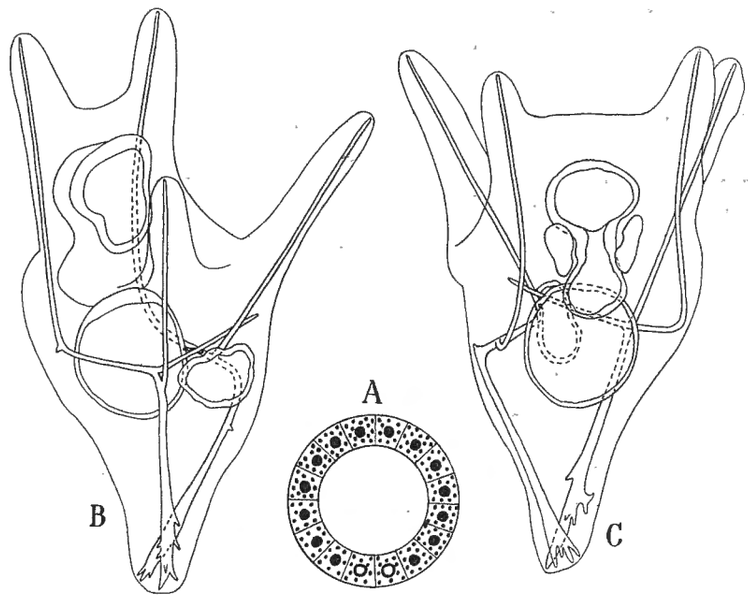


ABB. 21. — Chimäre aus dem gesamten präsumtiven Ektoderm von *Psammechinus microtuberculatus* und den Mikromeren von einem heterospermen Merogon *Psam. micr.* Zytopl. + *Paracentrotus lividus* Kern. — A, Schema der Zusammensetzung des Keimes: *Psamm.* Kerne, schwarz; Zytopl., punktiert; *Parac.* Kerne, weiss. — Obwohl Zytoplasma und Kerne der Larve mit Ausnahme der Kerne der Skelettbildner von *Psamm.* herrühren, sieht sie (B, C) in der Hauptsache wie ein *Parac.*-Pluteus aus. — Die Körperstäbe sind aber etwas atypisch. Vergr. B, C 160/1.

Psamm.-Fragment gebildet wurden, an dem Aufbau des Skelettes betätigt (was mir aber wenig wahrscheinlich ist), so haben wir hier mit einem Mischskelett zu tun, das für unser Problem nichts besagt. Als Beweismaterial kann diese Larve also nicht gelten. Wir sehen jedoch, dass eine Keimblattchimäre auch dieser Zusammensetzung sehr lebensfähig ist.

Die in den Abschnitten 1-111 beschriebenen Experimente wurden nicht in der vorl. Mitt. (1932) erwähnt, aber im Jahre 1932 in Vorträgen in Oxford und Münster i. W. vorgelegt.

K. — KRITISCHE BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE.

Bei einer Bewertung der Ergebnisse fragt es sich zuerst, ob die Methode, die Merogone zu erhalten, einwandfrei ist. Ich möchte diese Frage bejahen. Während und nach der Operation sieht man den Kern deutlich, er wird nicht angerührt und bleibt unverändert im kleinen Fragment liegen. Der einzige Einwand, der, soweit ich sehe, erhoben werden kann, betrifft das eventuelle Vorkommen von Partialkernen (Boveri, 1918, S. 426, vgl. oben S. 811). Schütteln und schnelles Pipettieren wurde vermieden, der Kern kann nicht durch solche gewaltsame Bewegungen zersprengt worden sein. Es kann sich nur um solche Partialkerne handeln, die nach Boveri in der Weise entstehen, dass die Chromosomen nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers nicht einen einheitlichen Eikern bilden, sondern zwei oder mehrere Partialkerne, die dauernd selbständig bleiben. Es war nun hauptsächlich in einem gewissen Eisatz, dass Boveri solche Partialkerne in grösserer Anzahl fand, aber er betont, dass sie als gelegentliche Ausnahmen auch in anderen Eisätzen beobachtet werden können. In dem hellen Eiplasma von *Psammechinus* wird selbst ein sehr kleiner Partialkern der Beobachtung kaum entgehen können, meint Boveri.

Die Eier von *Paracentrotus* sind nicht ganz so durchsichtig wie diejenigen von *Psammechinus*, ihr Kern ist jedoch sehr gut sichtbar. Aus diesem Grunde glaube ich nicht, dass ich ev. Partialkerne übersehen habe. Solche habe ich hauptsächlich nur in einem Eisatz gefunden, und dieser wurde dann nicht verwendet. Ein weiterer Umstand, der uns wohl dazu berechtigt, von den Partialkernen als Fehlerquelle abzusehen, ist der, dass die positiven Ergebnisse sich nicht in einigen wenigen Serien konzentriert finden, sondern in fast allen Serien ähnlicher Art vorkommen.

Es sei hier wieder betont, dass wir nur mit wirklich gut entwickelten Plutei rechnen dürfen, und dass das Ausbleiben der positiven Merkmale der einen Art nicht ohne weiteres als ein Ueberhandnehmen der anderen Art bezeichnet werden darf, sondern ebensowohl als ein Stillstand in der Differenzierung betrachtet werden kann. Es scheint mir, dass dieser wichtige Gesichtspunkt von den Forschern, welche die Vererbungsrichtung der Seeigelbastarde untersuchten (vgl. oben S. 809-813) nicht genügend berücksichtigt wurde.

Welche Schlussfolgerungen aus den Versuchen gezogen werden können, hängt davon ab, ob der benutzte Speziescharakter wirklich als ein solcher angesehen werden darf. Nach dem Abschluss der Untersuchungen und der Veröffentlichung der kurzen vorläufigen Mitteilung (1932) habe ich bei dem Durcharbeiten der Protokolle und der Durchmusterung der Literatur gefunden, dass diese Frage nicht so klar liegt, wie ich glaubte. Wir haben S. 833 gesehen, dass Joh. Müller und Boveri den Unterschied der Körperstäbe von *Paracentrotus* und *Psammechinus* hervorgehoben haben. In Gegensatz dazu steht aber die Angabe Steinbrücks (1902), dass auch bei reinen *Paracentrotus*-Plutei die Körperstäbe höckerig oder

verzweigt sein können. Steinbrück wendet sich gegen die Aussage Joh. Müllers, dass derartige Verzweigungen sich nur bei alten *Paracentrotus*-Larven finden (vgl. unsere vier Wochen alten Larven), und dass die bei jüngeren Larven stets keulenförmige, unverzweigte Endigungsweise der Körperstäbe ein Hauptunterscheidungsmerkmal gegenüber derjenigen von *Psammechinus microt.* biete. STEINBRÜCK (a. a. O., S. 7) weist auf seine Abb. 12-14 hin. « Fig. 12 stellt einen am Ende gabelig getheilten Scheitelstab dar, in Fig. 13 besitzt derselbe einen ziemlich starken, abwärts gerichteten Fortsatz, und Fig. 14 zeigt schliesslich noch einen ziemlich stark verästelten Scheitelstab. » Eine Längsspaltung wie die in der erwähnten Fig. 12 kann nun als Abnormität bei *Paracentrotus* auftreten, ist aber nicht mit der typischen Höckerbildung oder Verzweigung zu vergleichen. Solche Gebilde wie die der Fig. 13 und 14 STEINBRÜCKS hatte ich aber nie bei *Paracentrotus* gesehen, obwohl ich im Laufe meiner vieljährigen Studien an Seeigellarven solche zu Tausenden in den Kontrollkulturen beobachtet habe. Mein Freund Prof. J. RUNNSTRÖM hat mir mitgeteilt, dass er in den vielen Jahren, wo er mit Seeigelplutei gearbeitet, und wobei er auch besonders die Skelettbildung unter den verschiedensten Bedingungen untersucht hat, wohl viele Missbildungen des *Paracentrotus*-Skelettes erhalten, nie aber, weder in den Versuchsserien noch in den Kontrollkulturen, solche höckerige oder verzweigte Körperstäbe gesehen hat, wie sie für *Psammechinus* charakteristisch sind.

Zwar kann Steinbrück bestätigen, dass die *Paracentrotus*-Larven in den allermeisten Fällen keulenförmige Scheitelstabenden besitzen, wie Joh. Müller, Runnström und ich selbst es immer gefunden haben, aber er meint, dass die drei erwähnten Figuren beweisen, dass von dieser Regel abweichende, wenn auch nur selten anzutreffende Ausnahmen vorkommen. Diese seien um so höher zu veranschlagen, als die abgebildeten Körperstäbe Larven zugehören, welche ein Alter von nur vier Tagen besassen. Solche verzweigte Körperstäbe hatte übrigens auch Seeliger nach mündlicher Mitteilung an STEINBRÜCK (1902, S. 8) bei jüngeren *Paracentrotus*-Larven schon beobachtet. Wie lassen sich nun diese Widersprüche erklären?

Eine Möglichkeit wäre die, dass Steinbrück in der Tat auch Bastarde vor sich gehabt hat. Denn das Material Steinbrücks war von Seeliger in Triest fixiert worden, und Seeliger selbst arbeitete mit *Psammechinus microtuberculatus*. Da aus den Arbeiten einiger zeitgenössischen Forscher hervorgeht, dass sie nicht die Methode, in Bezug auf Spermien steril zu arbeiten (MORGAN 1894, BOVERI 1895), kannten, so könnte man sich vorstellen, das Kreuzungen unfreiwillig stattgefunden hatten.

Eine andere Möglichkeit wäre die, dass die von STEINBRÜCK beschriebenen Gebilde in der Tat innerhalb der Variabilitätsgrenzen der *Paracentrotus*-Larven liegen, obwohl sie nicht unter normalen Umständen auftreten. Einen Fingerzeig geben hier einige Wärmeversuche v. UBISCHS (1932) und NÜMANNS (1933). Bei 13°, etwa die Temperatur des Seewassers, entwickelten sich die Larven

von *Psammechinus miliaris* normal, bei 22,5° traten allerlei überzählige Zacken und Aeste auf. Es schien mir nun notwendig, zu untersuchen, ob nicht *Paracentrotus* bei erhöhter Temperatur eben solche Auswüchse bilden könnte, wie sie Steinbrück erhielt. Es sei betont, dass Seeliger das fragliche Material in Triest Ende Mai gesammelt hatte, wo die Temperatur schon hoch ist.

I. — Wärmeversuche an Paracentrotus.

Die Temperatur des Meerwassers in Roscoff betrug 16-18°. In den vier Sommern, während deren ich experimentell mit Seeigellarven in Roscoff gearbeitet habe, wurden alle versuche bei Zimmertemperatur ausgefürht. Diese schwankte zwischen 16° und 21°. Um die eventuelle Wirkung einer höheren Temperatur auf die Skelettstäbe zu prüfen, wurden Eier kurz nach der Befruchtung in einen Thermostat auf 28° gebracht. Es stellte sich heraus, dass die Furchung bei dieser Temperatur nur selten normal verlief, sie war in den meisten Fällen sehr unregelmässig. Oft blieben Teile des Eies ungefurcht, Plasmaloben konnten austreten, usw. Die Mehrzahl derjenige Keime, die das Blastulastadium erreichten, waren mit dunklen Zellen angefüllt. Oft hatten nur Fragmente des Eies sich weitergefurcht, so dass Zwergblastulae entstanden waren. Nur wenige entwickelten sich zu Plutei. Bemerkt sei, dass verschiedene Eisätze sich verschieden empfindlich zeigten.

Da nun diejenigen Keime, die ein einigermassen gesundes Blastulastadium erreichten, auch Plutei wurden, ging ich dazu über, die Furchung sich bei Zimmertemperatur abspielen zu lassen und die Keime erst als schwimmende Blastulae in den Thermostat zu setzen. Bei dieser Methode entwickelten sie sich typisch bei 27-28°.

In den meisten Fällen wichen die Körperstäbe auch bei dieser Temperatur nicht von der einfachen Keulenform ab. Ich konnte Hunderte von Larven durchmustern, ohne irgendwelche Ausnahmen zu finden. Aber ab und zu konnten Stäbe mit Höckern und Zweigen beobachtet werden, wie sie Abb. 22 darstellt. Auch betreffs dieser Erscheinung war die Frequenz wechselnd in verschiedenen Eisätzen, so dass solche Gebilde in einigen Eisätzen ziemlich zahlreich waren. Gleichzeitig mit diesen Höckerbildungen, die ich nicht früher bei *Paracentrotus* kannte, trat aber oft eine andere Veränderung auf, die als ganz abnorm bezeichnet werden muss. Statt zu konvergieren, konnten die Körperstäbe weit divergieren, und zwischen ihren Enden erstreckte sich ein gerader Stab, der also den stark verbreiterten Scheitelteil der Larve einnahm und senkrecht zur Medianebene lag (Abb. 22 I) (vgl. Heffner 1908). In solchen Larven waren die Körperstäbe kaum verdickt, dagegen die beiden Enden dieses quergestellten Scheitelstabes keulenartig angeschwollen. Sie konnten auch mit Höckern versehen sein (Abb. 22 K).

Die Höcker und Auswüchse, die uns hier an den Körperstäben begegnen,

dürften derselben Art sein wie diejenigen, welche Steinbrück erhielt. Sie zeigen gewisse Aehnlichkeiten mit den Merkmalen bei *Psammechinus*, noch mehr mit solchen, die wir im folgenden kennenlernen werden. Es sei aber bemerkt, dass sie erst bei einer hohen Temperatur entstehen. Bei der von uns benutzten Temperatur treten oft gleichzeitig ganz abnorme Skelettverhältnisse auf. Des weiteren sei hervorgehoben, dass unsere Versuche in Neapel in einem Kühltisch bei

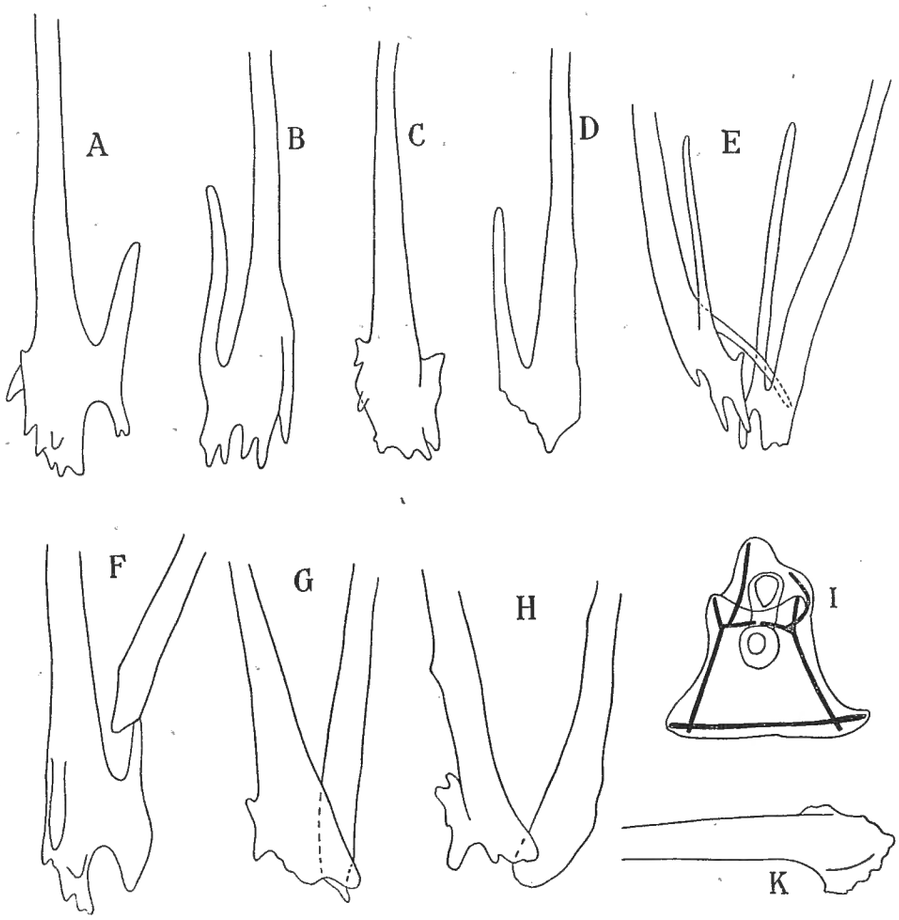


ABB. 22. — Körperstäbe aus 4-5 Tage alten *Paracentrotus lividus*-Larven, die in Roscoff bei einer Temperatur von 28° gezüchtet wurden. — I, ein *Pluteus* mit quergestelltem, überzähligem Körperstab.; K, das Ende eines solchen.

der Temperatur des Meerwassers, 13°, ausgeführt wurden. NÜMANN (1933, S. 474) hat gefunden, dass sowohl *Psamm. miliaris* als *P. microtuberculatus* bei Temperaturen, denen sie normalerweise in der Natur ausgesetzt sind, nicht merklich variieren. Erst bei einer höheren Temperatur tritt die Kalkabscheidung in Uebermass ein. Betreffs *Paracentrotus lividus* wissen wir (HÖRSTADIUS 1925), dass die Furchung (die nach dem oben Gesagten für Wärme beson-

ders empfindlich ist) im Winter zwischen 8° und 23° normal verläuft. Wir können uns also zwischen ziemlich weiten Temperaturgrenzen bewegen. Die Wintereier können sogar bis 28° aushalten, aber die Furchung wird dann mehr oder weniger anormal. Da nun unsere Versuchslarven in einem Kühltisch bei 13° gehalten wurden und ausserdem die Zimmertemperatur im Winter sicher nie 23° erreichte, darf man wohl annehmen, dass die in unseren Merogonieversuchen erhaltenen Auswüchse bei Larven mit *Parac.* Kern nicht als durch Wärme hervorgerufen zu betrachten sind. Zwar ähneln die Stäbe Abb. 19 M, 25 F, f_1-f_7 solchen Temperaturvarianten, wie sie v. Ubisch und Nümann beschrieben haben. Aber diese Autoren haben mit *Psammechinus* gearbeitet, während wir bei *Paracentrotus* nicht solche überzählige Zacken an der ganzen Aussenseite der Körperstäbe, sondern die in der Abb. 22 wiedergegebenen Verdickungen und Zweige an den Enden der Stäbe als charakteristisches Resultat der Wärmewirkung gefunden haben. Dies spricht dafür, dass wir in den fraglichen Abb. 19 M, 25 F, f_1-f_7 eher mit einem *Psamm.*-Merkmal, durch *Psamm.*-Kern oder -Plasma bedingt, zu tun haben.

II. — Beobachtungen an Körperstäben in Halblarven.

Auch unter anderen Bedingungen erhielt ich im Sommer 1935 in Roscoff Auswüchse an den Körperstäben, und zwar in Halblarven, die erst zu Anfang der Gastrulation, oder etwas früher, durch einen medianen Schnitt isoliert wurden. Diese Operation wurde in Verbindung mit einer Untersuchung über die zeitliche Determination im Seeigelei ausgeführt. Während früh isolierte Rechts- und Linkshälften mehr oder weniger vollständige Plutei geben, differenzieren sich die spät isolierten zu wahren Halblarven, mit nur einem Skelettstück, einem Oral- und einem Analfortsatz. In solchen Larven kann man nun nach einigen Tagen einen oder einige regulatorische Auswüchse des Skeletts finden. Es ist ja nur ein Skelettstück angelegt worden, und ein zweites scheint nicht entstehen zu können. Dafür kann aber der Querstab nach der defekten Seite hinüberwachsen und sich dort umbiegen oder gabeln und weiterwachsen, so dass hier ein Ersatz für den Körper- und den Analstab geschaffen wird (Abb. 23 B_1, E_2). Gleichzeitig kann aber auch vom distalen Teil des Körperstabes ein Ast auswachsen, der wohl auch als ein Substitut des fehlenden Körperstabes aufgefasst werden muss (Abb. 23 A). In anderen Fällen begegnen uns Auswüchse, wie sie Abb. 23 B-I wiedergibt. Ich stelle mir vor, dass auch diese Gebilde als eine Postgeneration (Roux), somit als eine Folge eines regulatorischen Wachtstums entstanden sein könnten.

Ausser der Möglichkeit der Bildung von Höckern und Auswüchsen durch Wärme und in Halblarven haben wir auch zu berücksichtigen, dass die Körperstäbe von *Paracentrotus* in der vierten Woche schräg medialscheitelwärts wachsen. Wir haben aber S. 832 betont, dass diese Erscheinung kaum mit der Ver-

dickung, Verzweigung und Höckerbildung bei *Psammechinus* verglichen werden darf, da sie viel später eintritt und sich morphologisch bedeutend von ihr unterscheidet.

Nehmen wir zuerst vorläufig an, dass der *Psamm.*-Typus der Keulen im Verhältnis zu *Parac.* ein speziesunterscheidendes Merkmal darstellt. Unsere Ergebnisse lassen sich dann folgendermassen zusammenfassen. Wir dürfen nur Plutei berücksichtigen, die sich gut entwickeln, denn auch normale *Psamm.*-Larven

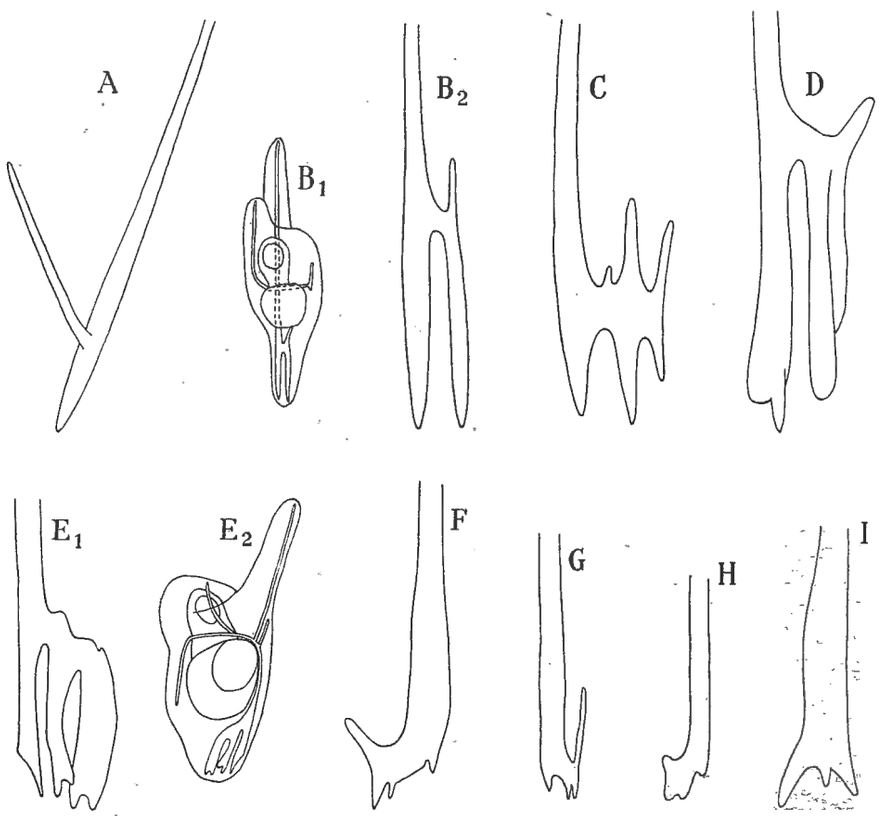


ABB. 23. — Körperstäbe aus Halblarven (Rechts- und Linkshälften), welche zu Anfang der Gastrulation oder kurz vorher durch einen medianen Schnitt isoliert wurden. Auswüchse nach der skelettlosen Seite hin. — In B und E sieht man, wie auch der Querstab nach der skelettlosen Seite hinüberwächst und sich dort umbiegt. B-D, F-H operiert 16 Stdn. nach der Befruchtung, zu Anfang der Gastrulation, E und I 14, A 12 Stdn. nach der Befruchtung. — Die Larven abgezeichnet in einem Alter von vier bis sieben Tagen.

können im « *Parac.*-Stadium » stehenbleiben. Die guten Bastarde geben, in beiden Richtungen gekreuzt, Mittelformen. Haploide Larven differenzieren sich wie die diploiden, wennschon sie oft ihre Weiterentwicklung viel früher einstellen Die Bastardmerogone konnten 1-3 Wochen gezüchtet werden. Sie können gesund aussehen, schwimmen munter umher und nehmen Nahrung auf. In der Kombination *Parac.* Zytoplasma + *Psamm.* Kern tritt der positive *Psamm.*-Charakter

deutlich hervor, er ist also von dem Kern (dem Spermium) bedingt. Aber auch in der entgegengesetzten Kombination (*Psamm.* Zytoplasma + *Parac.* Kern) erhalten wir ein positives Merkmal, obwohl schwächer und mit geringerer Frequenz. Die Ueberführung des *Psamm.*-Merkmals muss also hier durch das Zytoplasma stattgefunten haben. Die fragliche Eigenschaft wurde also teils durch den Kern, teils — schwächer — durch das Zytoplasma überführt.

Es ist also gelungen, in einem heterospermen Merogon eine Eigenschaft des Vaters zur Entwicklung zu bringen. Ist sie durch den Kern oder auch durch das Zytoplasma des Spermiums eingeführt worden? Hierauf können wir keine andere Antwort geben, als dass wir auf die Befunde anderer Forscher hinweisen, welche S. 804 referiert wurden und besagen, dass es eben der Kern, und nicht die übrigen Teile des Spermiums, ist, der als Vererbungssubstanz des Spermiums wirkt. Im entgegengesetzten Versuch (*Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern) brauchen wir uns nicht um das Zytoplasma des Spermiums zu kümmern. Das Spermium repräsentiert nämlich diesmal die negative Eigenschaft, die positive wird allein durch das Eizytoplasma vertreten. Dieser Versuch ist also « reiner » als der erstwähnte.

Die in den Bastardmerogonen mit *Psamm.* Kern erhaltenen Gebilde (Abb. 17) scheinen oft mit den Körperstäben bei *Psamm.* vollkommen übereinzustimmen. Kann nun aber von den dünneren Auswüchsen in der Kombination *Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern gesagt werden, dass sie *Psamm.*-Merkmale entsprechen? Sie unterscheiden sich ja oft beträchtlich von den normalen *Psamm.*, wie ein Vergleich der Abb. 19 und 5 dartut. Dass sie jedoch vielleicht in eine direkte Beziehung zu den *Psamm.*-Eigenschaften gesetzt werden könnten, dafür spricht das Verhalten, das in den Abb. 24 u. 25 illustriert wird. Hier geben wir noch einmal die am reichsten differenzierten Körperstäbe *Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern wieder. Neben sie haben wir die Körperstäbe aus anderen Serien gestellt, welche unseren fraglichen Bastardmerogonen am meisten gleichen. Sie sind aus normalen *Psamm.*-Kulturen, aus Bastardkulturen, aus haploiden *Psamm.*-Kulturen und aus Kulturen der Bastardmerogone mit *Psamm.* Kern ausgewählt. Für alle diese Larven ist es also kennzeichnend, dass sie einen *Psamm.*-Kern haben, in der Mehrzahl der Fälle in haploidem Zustand. Bemerkenswert ist die erstaunliche Aehnlichkeit der Merogone *Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern mit den ausgewählten Larven der anderen Serien. In einigen Fällen sehen die Körperstäbe fast identisch aus! Nur sind sie in den Merogonen mit *Parac.* Kern etwas kleiner und dünner.

Die Befunde Seeligers sowie die unsrigen bei erhöhter Temperatur und in Halblarven haben nun aber die Verhältnisse bedeutend kompliziert. Die dabei erhaltenen Gebilde stimmen jedoch nicht mit den typischen Körperstäben von *Psamm.* in ihrer vollen Entwicklung über ein, wie wir aus einem Vergleich der Abb. 22 und 23 mit Abb. 5 L-S und 6 ersehen. Die typische Verdickung und das typische Auswachsen der Stabenden medialwärts finden wir hier nicht wieder. Dagegen haben wir dieses Merkmal so deutlich in den Bastarden (Abb. 10 u. 11), den homospermen *Psamm.*-Merogonen (Abb. 13) und den hete-

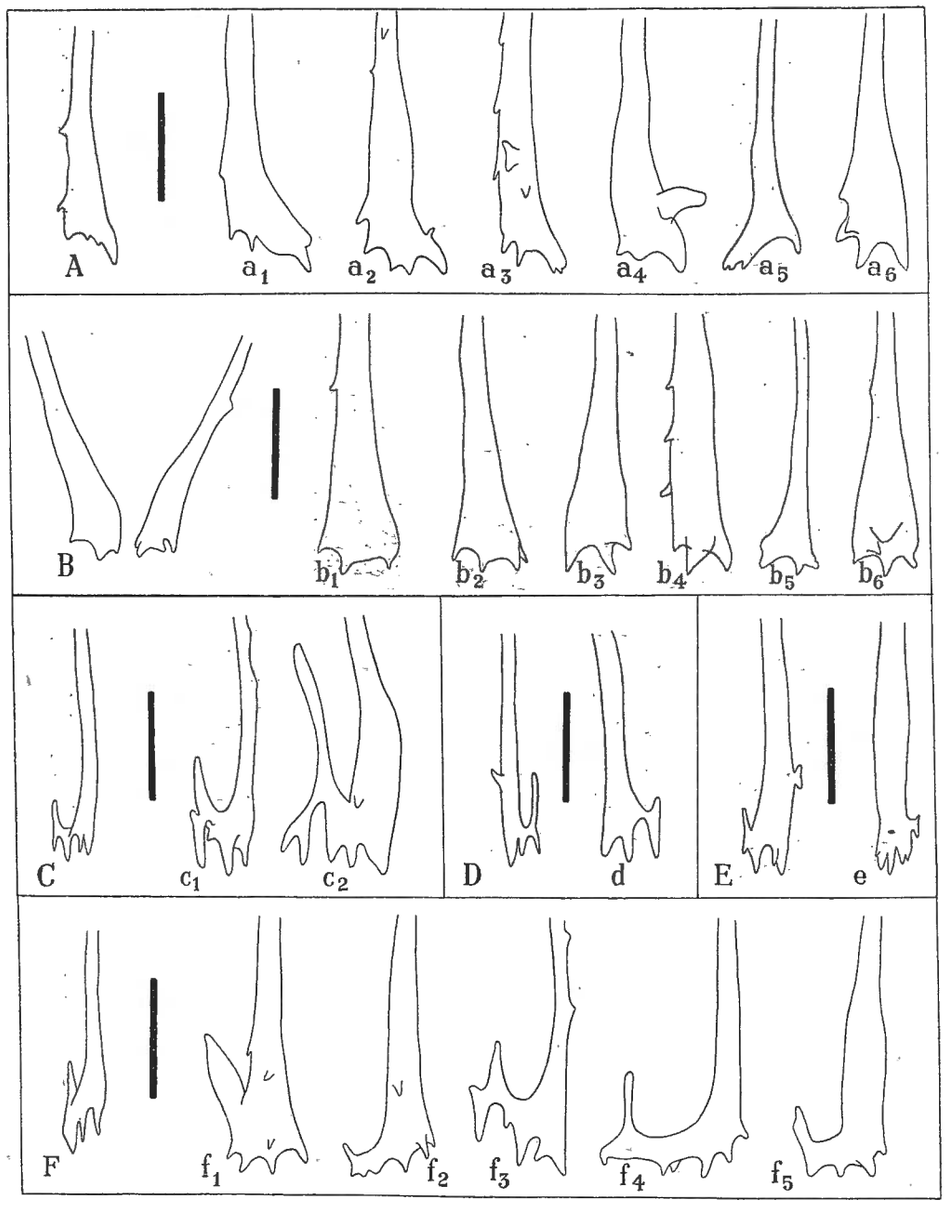


ABB. 24. — A-F, Körperstabenden aus heterospermen Merogonen *Psammechinus microtuberculatus* Zytopl. + *Parac.* Kern. Die Stabenden rechts von den dicken Linien (a_1-f_5) stellen aus verschiedenen Versuchsserien ausgewählte Stabenden dar, welche A-F sehr gleichen und aus Larven stammen, in welchen der *Psamm.*-Kern, haploid oder diploid, repräsentiert ist. — Aus *Psamm.* Kontrolle : a_4 *e*, f_1. Aus Hybriden *Psamm.* ♀ × *Parac.* ♂: a_1-a_3, b_1-b_2. Aus Hybriden *Parac.* ♀ × *Psamm.* ♂ : b_4, f_5. Aus haploiden *Psamm.* : a_5-a_6, b_3, b_5, f_4. Aus heterosp. Merog. *Parac.* Zytopl. + *Psamm.* Kern. : b_6, c_1, c_2, *d*, f_2 f_3.

rospermen Merogonen mit *Parac.* Zytoplasma und *Psamm.* Kern (Abb. 17) gefunden, dass ich überzeugt bin, dass wir hier in diesen heterospermen Merogonen mit einem vom Kern bedingten Speziesmerkmal zu tun haben.

Vergleichen wir aber unsere atypischen Körperstäbe in wärmebehandelten Larven (Abb. 22) und in Halblarven (Abb. 23) mit den Körperstäben aus unseren Merogonen mit *Psamm.* Plasma und *Parac.* Kern, so fällt die ausserordentliche Aehnlichkeit auch in diesem Falle auf. Beachtenswert sind besonders die Auswüchse, die mehr oder weniger oberhalb des Stabendes entspringen und sofort Aeste abgeben, die dem Körperstab parallel laufen (Abb. 22 A, E, F; vgl. auch Nümann, 1933, S. 479). Die Körperstäbe in den Merogonen mit Kern von *Parac.*, der ja einfache Keulen hat, und Plasma von *Psamm.* zeigen also einerseits überraschende Aehnlichkeiten mit Stäben aus solchen Kombinationen, wo der *Psamm.*-Kern repräsentiert ist (im allgemeinen haploid, vgl. oben), anderseits ebenso grosse Uebereinstimmungen mit Gebilden, die in reinen *Parac.*-Larven unter gewissen Umständen hervorgerufen werden können.

Wie sind diese Verhältnisse zu deuten? Die besonderen Auswüchse und Verdickungen in den Merogonen *Psamm.* Zytoplasma + *Parac.* Kern können als *Psamm.*-Merkmale betrachtet werden, die durch das Zytoplasma überführt werden, während die ähnlichen Gebilde bei *Parac.* ganz anderer Art wären, die nur bei erhöhter Temperatur atypisch oder in Halblarven als ein Regulationsphänomen auftreten. Es ist aber bei dieser Deutung bemerkenswert, dass die fraglichen Gebilde einander so ähnlich sein können, obwohl sie nichts genetisch miteinander zu tun haben. Anderseits könnten wir die betreffenden Auswüchse als ein *Parac.*-Merkmal bezeichnen, es würde sich also um eine Eigenschaft handeln, die innerhalb der Variationsgrenzen liegt. Müssten dann nicht alle solche Stäbe, die wir in den Abb. 24 und 25 aus verschiedenen Kombinationen zusammengestellt haben, und die denen aus Wärme- und Halblarven ähneln, als *Parac.*-Differenzierungen betrachtet werden? Warum trat dann diese Eigenschaft nicht in den Kontrollen oder in den homospermen *Parac.*-Merogonen auf? Und wenn diese schwächeren Auswüchse als *Parac*-Merkmale aufgefasst werden, wie gelangen wir dann zu den typischen *Psamm.*-Stäben in den heterospermen Merogonen mit *Psamm.*-Kern (Abb. 17)? Sind sie hier stärker ausgebildet als jemals bei *Parac.* selbst, obwohl der *Parac.*-Kern nicht dabei ist, oder anderfalls, wenn diese typischen *Psamm.*-Stäbe als vom *Psamm.*-Kern bedingt angesehen werden, sollten die Zwischenstadien zwischen den einfachen Keulen und den fraglichen *Psamm.*-Stäben *Parac.*-Formen und nicht schwächer ausgebildete *Psamm.*-bedingte Stäbe sein? Das finde ich absurd. Die schwächeren Merkmale müssten in diesem Fall als schwache *Psamm.*-Merkmale betrachtet werden. Eine dritte Möglichkeit ist die, dass der *Parac.*-Kern unter gewissen, nicht optimalen Umständen kleinere Verdickungen und Auswüchse verursacht, wie wir sie bei den Wärme- und Halblarven und bei den Bastardmerogonen mit *Parac.*-Kern und *Psamm.* Plasma kennen. Diese Eigenschaft sollte also dann z. B. einerseits

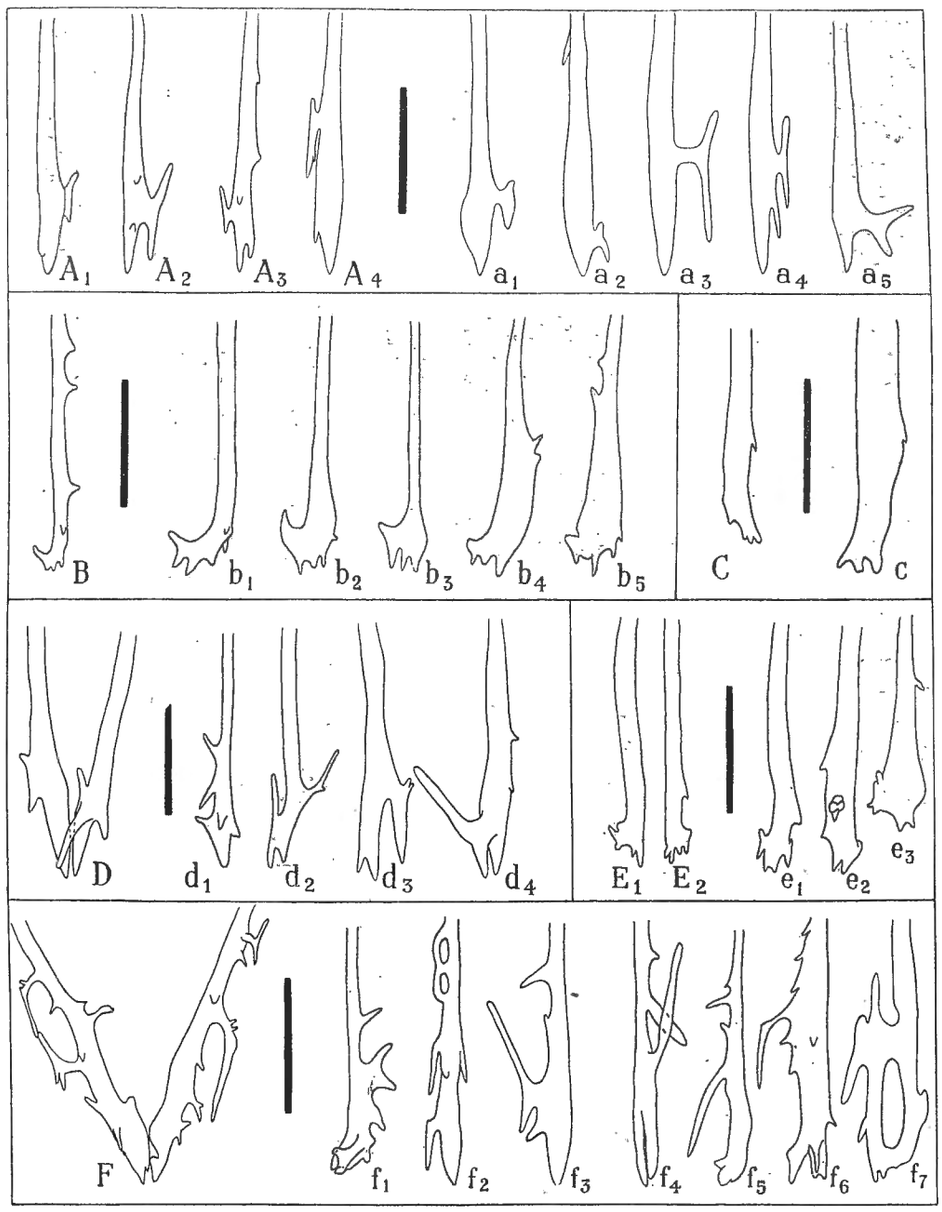


ABB. 25. — A-F Körperstabenden aus heterospermen Merogonen *Psammechinus microtuberculatus* Zytopl. + *Paracentrotus lividus* Kern. Die Stabenden rechts von den dicken Linien (*a-f*) stellen aus verschiedenen Versuchsserien ausgewählte Stabenden dar, welche A-F sehr gleichen und aus Larven stammen, in welchen der *Psamm.*-Kern, haploid oder diploid, repräsentiert ist. — Aus *Psamm.* Kontrolle: e_2. Aus Hybriden *Psamm.* ♀ × *Parac.* ♂: *c*. Aus Hybriden *Psamm.* ♀ × *Parac.* ♂: b_1, b_2, e_3, f_6. Aus haploiden *Psamm.*: a_1, b_3, d_1-d_3, e_1, f_1, f_2. Aus heterosp. Merog. *Parac.* Zytopl. + *Psamm.* Kern.: a_2-a_5, b_4, b_5, d_4, f_3-f_5, f_7.

durch Wärme, anderseits durch die Einwirkung des fremden Plasmas, das im Verhältnis zum Kern einen Aussenfaktor darstellt, ausgelöst werden. Zu einer solchen Auffassung ist NÜMANN (1933) auf Grund einiger Wärmeversuche gekommen. Wir haben aber S. 851 hervorgehoben, dass die zahlreichen Auswüchse Abb. 25 F, f_1-f_7 eher auf ein Hervortreten normalerweise latenter *Psamm.*-Eigenschaften als auf *Parac.*-Charaktere, die durch den *Parac.*-Kern kontrolliert werden, deuten. Schliesslich konnten die Auswüchse in den Bastardmerogonen mit *Parac.*-Kern in Beziehung zu der *Parac.*-Eigenschaft gesetzt werden, dass die Körperstabe nach 3-4 Wochen medial-scheitelwärts wachsen (Abb. 9). Ich glaube aber nicht, dass diese Vorgänge etwas miteinander zu tun haben. Dieses Auswachsen setzt erst spät ein, in Zusammenhang mit dem weiteren Wachstum und der weiteren Differenzierung der Larve, und die entstandenen schrägen Keulen sind anderer Art, indem es hier die Stabenden sind, die schräg weiterwachsen, ohne dass die Keulen dicker als vorher werden. Sie ähneln also weder den atypischen *Parac.*, noch den *Psamm.*-Keulen.

Es scheint mir, dass nur die erste und die dritte der hier skizzierten Möglichkeiten in Frage kommen können. Die Ablehnung der zweiten führt uns wieder dazu, die Merkmale in den Bastardmerogonen mit *Psamm.*-Kern als wahre *Psamm.*-Merkmale zu betrachten. Dagegen müssen wir die Frage offen lassen, ob die schwächeren Auswüchse in den heterospermen Merogonen mit *Parac.*-Kern durch das *Psamm.*-Plasma überführt worden sind, oder ob sie irgendwelche abnormen Bildungen oder sonst latente, atypische *Parac.*-Merkmale darstellen.

Ich neige also zu der Auffassung, dass für die heterospermen Merogonen bewiesen worden ist, dass der *Psamm.*-Charakter durch das Spermium überführt und zu voller Entwicklung gebracht werden kann. Unbeantwortet muss aber die Frage gelassen werden, ob auch das Zypoplasma denselben Charakter, obwohl schwächer, überführen kann. Doch sagen die Versuche etwas auch betreffs der Bedeutung des Zytoplasmas aus. Es hat sich ja aus unseren Versuchen ergeben, dass unter den vorhandenen Umständen die fraglichen Auswüchse weder in den Kontrollkulturen, noch in den homospermen *Parac.*-Merogonen entstanden. Das Zytoplasma muss also in jedem Falle eine Rolle welcher Art es auch sei, gespielt haben. Auch wenn es sich zeigen sollte, dass bei weiteren Versuchen homosperme *Parac.*-Merogone Höcker bilden können, so haben sie es doch nicht bei den unsrigen getan.

Die Versuche haben schliesslich gezeigt, dass heterosperme Merogone sich weiter entwickeln können, als frühere Ergebnisse es an die Hand gegeben haben, sogar in gewissen Hinsichten (z. B. Nahrungsaufnahme) weiter, als wir es bei anderen tierischen Bastardmerogonen kennen. Zwar hat schon BOVERI (1918, S. 433) den Schluss gezogen, « dass ein Spermatozoon auch mit kernlosem Eiplasma einer anderen Species ein normales Produkt liefern kann ». Er hatte nämlich im Jahre 1896 einen und im Winter 1912 eine geringe Zahl von Zwergplutei *Psamm.* Eifragment + *Parac.* Spermium erhalten, welche nach Kerngrösse

und Zellenzahl als merogonisch bezeichnet werden. Aber es ist doch sehr unsicher, wie wir S. 812 des näheren auseinandersetzten, ob man mit der Schüttelmethode und nachfolgender Bestimmung der Kerngrösse die Natur der Larven ermitteln kann. Es kann sich also hier, ebenso wie in den anderen Fällen Boveris (S. 811), um Bastardlarven handeln.

L. — ÜBER EINIGE KEIMBLATTCHIMÄREN.

In der Absicht, die Formbildung, besonders die Entwicklung des Skeletts und der Fortsätze, zu analysieren, hat v. Ubisch versucht, durch Transplantation sog. Keimblattchimären zu erzeugen. Die gewünschte Operation wäre dann in idealer Weise ausgeführt, wenn es gelänge, das prospektive Ektoderm in normaler Orientierung auf das prospektive Entomesoderm zu verpflanzen. « Es wäre dann zu erwarten, dass nach Ausbildung der Blastula das aus Entomesoderm der einen Art bestehende Material invaginiert würde und so eine Larve entstände, deren gesamtes Ektoderm der einen Art, deren Darm und Skelett der anderen Art angehörte, also eine *Keimblattchimäre* (v. Ubisch 1931 *b*, S. 190). »

Es war schon Bierens de Haan (1913 *a*, *b*) gelungen, artfremde Seeigelkeimfragmente zur Vereinigung zu bringen, aber nur betreffs der nahe verwandten Arten *Psamm. microtuberculatus* und *Parac. lividus*. Bei den Kombinationen *Sphaerechinus* mit *Psamm.* oder mit *Parac.* oder mit *Arbacia* gelang ihm die Verwachsung nicht. Es konnten Zwillingbildungen entstehen, in welchen im günstigsten Falle jeder Komponent sich zu einem Pluteus entwickelte. Oft trennten sich die beiden Partner nachträglich. Einheitliche Riesenplutei wurden nicht beobachtet. Die Orientierung der Fragmente bei der Verwachsung war willkürlich.

v. Ubisch (1931, S. 192) benutzte die von mir (1928) ausgearbeitete Transplantationsmethode. Er hat aber anscheinend die Fragmente nicht richtig orientiert, sogar nicht orientieren können, weil er meistens mit solchen Fragmenten (Blastomeren des 2-, 4- und 8-Zellenstadiums) arbeitete, die eine genaue Orientierung nicht erlauben. Es war in den meisten Fällen, wie er selbst bemerkt, auch nicht bekannt, ob die Fragmente animal, vegetativ oder teils animal, teils vegetativ waren. Die Transplantationsversuche können nun auch aus dem Grunde nicht als gelungen bezeichnet werden, weil die Keime frühzeitig abstarben. Bei 24 Verklebungen von arteigenen Fragmenten (*Parac.*) gelang die Verwachsung nur bei zwei, und diese Keime gingen schon im Gastrulastadium ein. v. Ubisch erhielt aber auch einige xenoplastiche (1) Verwachsungen.

(1) Geinitz (1925) nennt solche Transplantationen homoplastisch, bei denen das Implantat der Art des Wirtes angehört, heteroplastisch solche, bei welchen das Implantat artfremd, aber gattungsgleich ist, und xenoplastisch solche, bei denen das Implantat einer anderen Gattung, Familie oder Ordnung angehört. Bei den Seeigeln wurden keine heteroplastischen Transplantationen im angegebenen Sinne ausgeführt. v. Ubisch nennt aber

5 von derselben Kombination wie Bierens de Haan (*Psamm.-Parac.*), aber ausserdem 6 *Parac.-Sphaerechinus* und 2 *Psamm.-Sphaerechinus*. Diese starben aber sämtlich auch im Blastula- oder Gastrulastadium ab. Im Vergleich zu den Ergebnissen Bierens de Haans bedeuten also diejenigen v. Ubischs insofern einen Fortschritt, als hier Zellen von *Sphaerechinus* sich mit solchen von *Psamm.* und *Parac.* vereinigen konnten, obwohl die hieraus entstandenen Keime sich, ebenso wie die reinen *Parac.*-Keime, nicht über das Gastrulastadium hinaus entwickeln konnten.

Als ich Kollege v. Ubisch im Frühling 1931 in Neapel traf, bat er mich, auch einige xenoplastische Transplantationen zu versuchen. Da ich damals mit anderen Arbeiten beschäftigt war (1935), habe ich nicht viel Zeit darauf verwenden können. Das Resultat meiner Versuche war folgendes.

v. Ubisch (1931, S. 193) gibt an, dass es nicht genügte, die kleine Glaskugel, welche den zur Verwachsung nötigen Druck ausüben soll (Hörstadius 1928, S. 8), nur eine Viertelstunde auf den Fragmenten liegen zu lassen, wie ich dies angegeben habe; es war vielmehr nötig, die pressende Kugel mehrere Stunden auf den Fragmenten ruhen zu lassen. Meine Erfahrung ging in derselben Richtung. Es wurde kontrolliert, dass keine Zellen während der Transplantation abstarben.

I. — Meridionalhälften Psammechinus-Paracentrotus.

Zuerst wurden Meridionalhälften von *Psamm.* und *Parac.* miteinander verklebt. Dabei wurden die Keime im Sechzehnerstadium halbiert, so dass jede Hälfte aus vier Mesomeren, zwei Makro- und zwei Mikromeren bestand. Eine Hälfte von *Psamm.* wurde dann in richtiger Orientierung auf eine Hälfte von *Parac.* gelegt. Die *Parac.*-Hälfte war vorher vitalgefärbt worden. Die Verwachsung gelang in 3 Fällen von 8.

Im Gastrulastadium war die blaue *Parac.*-Hälfte etwas kleiner als die *Psamm.*-Hälfte. Der Urdarm war einheitlich, der Wimperschopf typisch. Alle drei entwickelten sich zu Plutei. In einem degenerierte der *Parac.*-Teil. Die beiden anderen sind in der Abb. 26 wiedergegeben. In der Abb. 26 B gibt sich der Doppelcharakter der Larve durch den bis zur Analöffnung gespaltenen Scheitelteil zu erkennen. Es ist aber bemerkenswert, wie einheitlich der Darmtractus und das Skelett sind. Der erstere ist zu gleichen Teilen von den beiden Komponenten gebildet. Die Skelettstücke sind ziemlich weit voneinander angelegt worden, die besondere Länge der Zwischenstäbe ist wohl eine Folge davon. Als überzählige Bildung findet sich nur eine Zacke an der Basis des linken Analstabes.

Die Larve Abb. 26 A ist äusserlich ganz einheitlich. Die Farbgrenze verlief median. Die Fortsätze des *Parac.*-Teiles sind besser entwickelt als die anderen.

---

die Vereinigung sowohl gattungs- als familienfremder Keime oder Keimteile heteroplastisch und spricht nur bei ordnungsfremder Transplantation von einer xenoplastischen Operation. Wir werden in dieser Arbeit die ursprüngliche Terminologie nicht abändern.

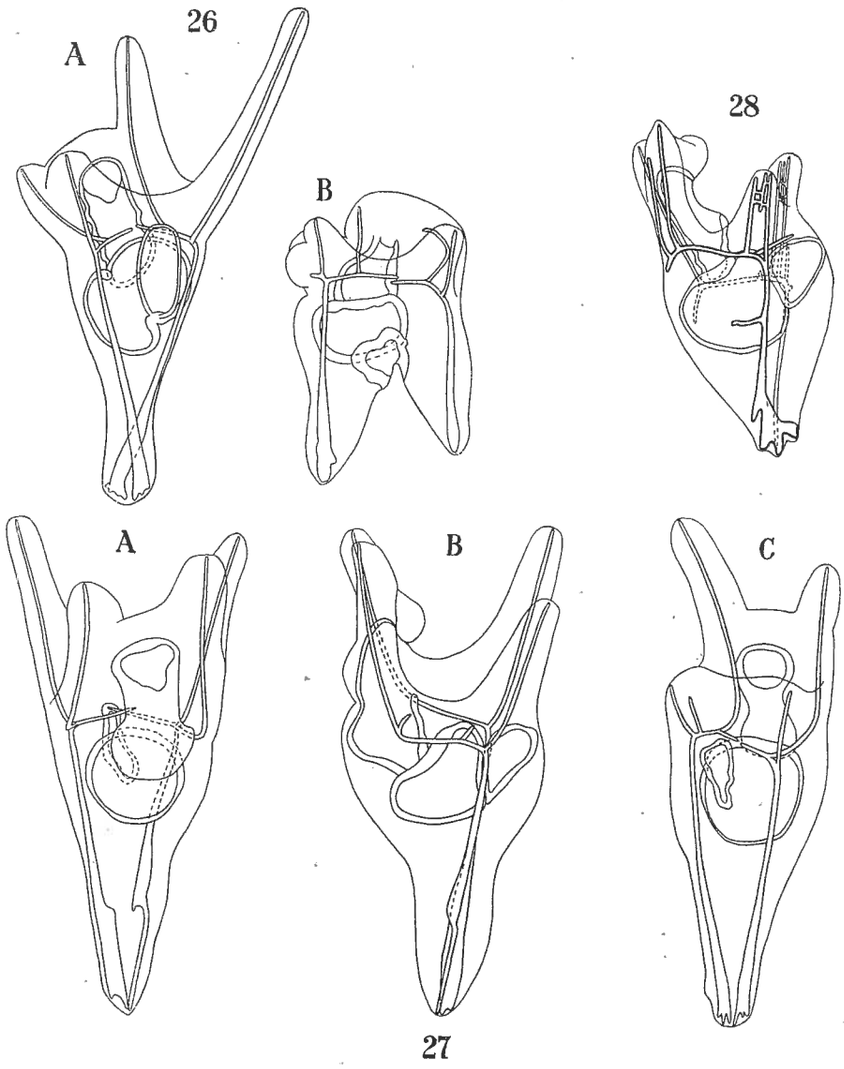


ABB. 26. — Plutei, die aus seitlichen Meridionalhälften von *Psammechinus microtuberculatus* und *Paracentrotus lividus* zusammengesetzt sind. — In A hat die *Parac.*-Hälfte des Pluteus längere Fortsätze als die *Psamm.*-Hälfte ausgebildet.

ABB. 27. — Keimblattchimären, deren gesamtes präsumtives Ektoderm (die animale Hälfte + veg_1) *Psammechinus microtuberculatus* zugehört, und deren gesamtes präsumtives Entomesoderm (veg_2 + Mikromeren) aus *Paracentrotus lividus* stammt. — Im Pluteus A-B fällt die Ekto-Entodermgrenze mit der präsumtiven, folglich auch mit der *Psamm.-Parac.*-Grenze zusammen. In C hat sich die präsumtive Ekto-Entodermgrenze verschoben, so dass auch ein Teil des *Psamm.*-Materiales invaginiert hat.

ABB. 28. — Keimblattchimäre *Psammechinus microtuberculatus-Sphaerechinus granularis.* Vier Mikromeren von *Sphaer.* wurden in das gesamte präsumtive Ektoderm von *Psamm.* implantiert. Die familienfremden Mikromeren haben im präsumtiven Ektoderm einen Urdarm induziert. Das Skelett nimmt eine Zwischenstellung ein.

Im Darmkanal sind Oesophagus und Enddarm ganz einheitlich, nur der Mitteldarm zeigt median eine geringe Einschnürung, welche die Grenze der Komponenten angibt.

Schon im Winter 1926 habe ich eine Larve desselben Typus hergestellt. Sie wurde aber nicht näher abgezeichnet.

Diese Vorversuche haben also ergeben, erstens dass heteroplastische Transplantationen mit dieser Methode Pluteusstadien geben können, zweitens dass, im Gegensatz zu den Ergebnissen Bierens de Haans bei seinen willkürlichen Verschmelzungen, bei richtiger Orientierung der Teilstücke Einheitslarven entstehen können.

II. — Das gesamte präs. Ekt. Psammechinus + präs. Entomesod. Paracentrotus.

v. Ubisch hatte geplant, die vier animalen Zellen eines 8-Zellenstadiums in normaler Orientierung auf die vier vegetativen einer anderen Art zu verpflanzen, um damit Keimblattchimären zu erzielen, deren Ektoderm von der einen Art, deren Entomesoderm und Skelett von der anderen Art geliefert wird. Auch bei gelungener Orientierung und Transplantation hätte er aber das gewünschte Resultat nicht erreicht, da, wie wir oben S. 816 gesehen haben, die Ekto-Entodermgrenze nicht äquatorial, sondern zwischen veg_1 und veg_2 liegt. Um das gesamte präsumtive Ektoderm einer Art zu erhalten, muss also die animale Hälfte + veg_1 dieser Art mit veg_2 + den Mikromeren einer anderen Art vereinigt werden. Das Resultat ist auch in diesem Falle nur dann richtig, wenn das animale Fragment aus einem sog. äquatorialen Ei (Hörstadius 1935) stammt, denn in subäquatorialen Eiern, wo die dritte Furche und folglich auch die Furche zwischen veg_1 und veg_2 vegetativ verschoben wird, kann das als präsumtiv ektodermal angesehene Fragment ausserdem ein Stück präsumtives Entoderm enthalten, das auch gastrulieren kann.

In der angegebenen Weise haben wir versucht, echte Keimblattchimären mit präsumtivem Ektoderm *Psamm.* und präsumtivem Entomesoderm *Parac.* herzustellen. Das letzterwähnte Fragment konnte dank dem natürlichen Pigment wiedererkannt werden. Die Verwachsung ging nicht besonders leicht von statten. Das vegetative Stück wollte sich vor der Verwachsung zusammenrollen. Sechs Transplantationen waren gelungen. Zwei dieser Keime gingen frühzeitig ein, einer ging verloren. In einem blieb der Darm klein, ungegliedert. Die zwei besten Larven, welche gute Plutei darstellen, sind in der Abb. 27 wiedergegeben. In der Larve Abb. 27 A, B, liegt die Grenze der Gewebe der beiden Arten am Anus — wir haben also hier mit einer echten, vollständigen Keimblattchimäre zu tun. Der Darm sieht etwas klein aus, was wohl damit zusammenhängt, dass die Eier von *Parac.* kleiner als diejenigen von *Psamm.* sind, welche letztere das Ektoderm geliefert haben. Das Skelett ist insofern atypisch, als das Endstück des linken Körperstabes nicht verdickt worden ist. Obwohl die

Larve neun Tage alt ist, haben sich keine *Psamm.*-Keulen entwickelt, was auch nicht zu erwarten war, da die Skelettzellen aus *Parac.* stammen.

Die Larve Abb. 27 C ist keine echte Keimblattchimäre im wahrsten Sinne des Wortes, denn hier hat, in der Weise, wie wir oben betreffs subäquatorialer Eier andeuteten, auch ein Stück des *Psamm.*-Fragments invaginiert und den Enddarm mitsamt einem Teil des Mitteldarmes gebildet. Der Pluteus sieht ziemlich typisch aus, nur sind die Analfortsätze sehr kurz und ist ein überzähliger Analstab vorhanden. Auch hier sind die Keulen der Körperstäbe vom *Parac.*-Typus.

v. Ubisch hat seine Keimblattchimären in zwei Weisen hergestellt. Erstens werden Mikromeren einer Art in das Blastozöl eines Ganzkeimes einer anderen Art hineingesteckt. Es entsteht dann ein Mischskelett, teils aus den Skelettzellen des Wirtes, teils aus denen des Spenders gebildet. Da v. Ubisch (1931, S. 231) mit Recht die Skelettzellen als ein Keimblatt bezeichnet, kann er hier von Keimblattchimären sprechen, wobei aber zu bemerken ist, dass in diesem Falle kein Keimblatt völlig durch ein Keimblatt einer anderen Art ersetzt wurde, sondern nur ein Keimblatt gemischter Herkunft ist. Zweitens hat v. Ubisch die Mikromeren in eine animale Hälfte (im Blastulastadium) einer anderen Art implantiert. Hier wird jedes der Keimblätter (Skelettbildner bzw. Ektoderm) nur von einer Art stammen, aber der Keim wird nicht vollständig. Es fehlen Entoderm, Mesoderm und sekundäres Mesenchym. Oben haben wir nun einen Pluteus kennengelernt, der vollständig ist, und dessen Ektoderm *Psamm.*, dessen gesamtes Entomesoderm *Parac.* angehörte.

Ich kann aus meinen Protokollen nicht ersehen, ob ich ähnliche Transplantationen mit Arten versuchte, die weniger nahe verwandt sind. Solche sind wohl schwierig, obwohl nicht ganz hoffnungslos, da doch v. Ubisch die erwähnten Verwachsungen von *Sphaerechinus* mit *Psamm.* und *Parac.* erhalten konnte. Es erhellt jedoch aus meinen Erfahrungen bei den folgenden Versuchen, dass die Schwierigkeiten gross sein müssen.

III. — Präs. Ekt. einer Spezies + Mikromeren einer anderen.

Anstatt bei der Transplantation alle präsumtiven Keimblätter zu verwenden, können wir, wie v. Ubisch, nur präsumtives Ektoderm und Mikromeren nehmen und doch vollständige Plutei erhalten, nämlich wenn wir die Implantierung früh genug ausführen (Hörstadius 1931, 1935), d. h. schon in einem frühen Furchungsstadium. Die Mikromeren geben auch diesmal die Skelettbildnerzellen, induzieren einen Urdarm, so dass ein typischer, obwohl etwas verkleinerter Pluteus entsteht, dessen sämtliche Keimblätter mit Ausnahme der Skelettzellen derselben Spezies angehören wie das benutzte präsumtive Ektoderm. Diese Methode hat den Vorteil, dass die beiden Komponenten nicht längs der Schnittfläche zur Verwachsung gebracht werden müssen, sondern die

Mikromeren werden nur in das schalenförmige animale Fragment hineingetan, das sich nachher um sie herum schliessen soll. Wir begegnen aber hier derselben Schwierigkeit, demselben eigenartigen Phänomen, das wir schon früher (HÖRSTADIUS 1935, S. 358, Abb. 41) bei Implantation von kernlosen Plasmastücken kennengelernt haben. Im Gegensatz zu intakten Zellen, welche leicht der Blastulawand einverleibt wurden, hat das frühe, schalenförmige Furchungsstadium ein Stück kernlosen Zytoplasmas derselben Spezies als einen Fremdkörper empfunden und ausgestossen, entweder so, dass der Rand des schalenförmiges Keimes sich gegen den Eindringling bog, ihn fasste, erhob und nach aussen stiess, oder auch so, dass der Verband der Blastomeren an einer Stelle lockerer wurde, so dass schliesslich das implantierte Plasmastück durch eine vorübergehende Oeffnung der Wand herausfiel. In dem späten Blastulastadium, in welchen v. Ubisch die Operation ausführt, hat man nicht diese Vorgänge zu fürchten, die Blastula stellt ja schon eine geschlossene Kugel dar, in welche die Mikromeren durch einen engen Schlitz eingesteckt werden, und der Verband der Zellen ist nunmehr sehr innig.

Diese Vorgänge traten bei ordnungsfremder Implantation auf. In 16 animale Hälften von *Sphaerechinus* wurden vitalgefärbte Mikromerengruppen von dem irregulären Seeigel *Echinocardium cordatum* hineingelegt. In 4 animale Hälften von *Echinocardium* wurden umgekehrt Mikromeren von *Sphaerechinus* hineingetan. In sämtlichen Fällen wurden nun die Mikromeren innerhalb einer oder zwei Stunden in einer der angedeuteten Weisen ausgestossen. In eine animale Hälfte, die noch nach dem Auswerfen eine tiefe Schale darstellte, wurden die Mikromeren aufs neue hineingelegt. Nach einiger Zeit waren sie zum zweiten Mal hinausgeworfen worden!

Das Hinauswerfen wird nun, wenn man statt einer animalen Hälfte das gesamte präsumtive Ektoderm, d. h. die animale Hälfte + veg_1, nimmt, erschwert, weil die Oeffnung kleiner im Verhältnis zu dem Blastozöl wird. Auf diese Weise können nun vollständige Plutei erhalten werden, deren Skelettbildner einer anderen Art angehören, ohne dass eine Verwachsung längs einer grossen Fläche stattzufinden braucht.

Zunächst einige Fälle von ordnungsfremder Implantation. Mikromeren von *Paracentrotus* wurden mit dem präsumtiven Ektoderm von *Echinocardium cordatum* vereinigt. Die drei Blastulae wurden runzelig und sahen nicht gesund aus. Kein Urdarm wurde induziert, sie entwickelten sich, wie das isolierte präsumtive Ektoderm es normalerweise tut, d. h. sie gaben Blastulae mit Wimperschnur und Stomodaeum. Hier kam aber ausserdem ein Skelett hinzu, das von den implantierten *Parac.*-Mikromeren stammte und keine Gitterstäbe aufwies, welche für *Echinocardium* charakteristisch sind.

Hat also das Induktionsvermögen der Mikromeren in diesem Versuch versagt, so trat es bei der reziproken Kombination zutage. Zwar nicht in einer der Larven präs. Ekt. *Parac.* + Mikr. *Echinocardium*, welche weder Darm noch Skelett

aufwies, sondern nur Wimperschnur und Stomodaeum, obwohl die blauen primären *Parac.*-Mesenchymzellen im Innern lagen. In den anderen drei Keimen wurde aber ein Urdarm invaginiert. In zwei von ihnen war er nur ziemlich klein und unvollständig gegliedert, in dem dritten aber gross und typisch ausdifferenziert. Das Skelett wurde in der letzterwähnten Larve zwar als kleine Dreistrahler angelegt, aber bald reduziert. In den zwei anderen darmversehenen Larven blieb das Skelett nur kümmerlich entwickelt. In dieser Kombination wurde also ein Darm induziert, aber das Skelett schlechter entwickelt als in der reziproken.

Da die gattungsfremde Kombination *Psamm.-Parac.* sowohl durch Transplantation Keimblattchimären als auch heterosperme Merogone gegeben hat, ist zu erwarten, dass sie auch mit dieser Methode gute Plutei liefern sollte. Da aber die Transplantation zum Ziel führte, habe ich auf diese Operation keinen besonderen Wert gelegt. Es wurden nur drei Implantierungen gemacht. Eine Gastrula mit zwei Dreistrahlern ging verloren. Die anderen wurden pluteusähnlich, aber das Skelett hatte eine Menge überzähliger Stäbe in verschiedenen Richtungen ausgebildet.

In das gesamte präs. Ekt. von *Psamm.* wurden Mikromeren von *Sphaerechinus granularis* hineingetan. Diese Seeigel gehören verschiedenen Familien an und zeigen den Unterschied einfacher Stäbe-Gitterstäbe. In einem der drei Keime sind die Mikromeren ausgefallen; er hat sich in typischer Weise zu einer Blastula mit Wimperschnur und Stomodaeum ausdifferenziert. Die zweite Larve erhielt auch Wimperschnur und Stomadaeum, ausserdem eine kleine Darmblase und drei Skelettanlagen. Die eine stellte nur einen einfachen Dreistrahler dar, die andere bekam auch einen vierten Ast, den Analstab, dessen Gitternatur schon in diesem Stadium ersichtlich war. Die dritte blieb winzig klein. Der dritte Keim entwickelte sich zu einem hübschen Pluteus (Abb. 28) mit einem guten Darmtractus. Das Skelett nimmt etwa eine Zwischenstellung zwischen *Sphaer.* und *Psamm.* ein. Die beiden Analstäbe sind zum Teil gitterartig gebaut, hintere Körperstäbe sind angelegt, wenigstens auf der linken Seite. Diese Züge erinnern an *Sphaer.* Anderseits könnten die unvollständige Gitterbildung, die unvollständigen hinteren Körperstäbe sowie das Aussehen des rechten vorderen Körperstabes (der linke ist ja nur schwach entwickelt) zugunsten eines Einflusses von *Psamm.* gedeutet werden, besonders die starke Verdickung des rechten Körperstabes. Hierbei müssen wir aber immer im Auge behalten, dass der Mangel an Gitterstruktur, die Kürze der hinteren Körperstäbe, die unvollständige Verzweigung der vorderen, welche in *Sphaer.* zusammen mit den hinteren einen viereckigen Rahmen bilden sollen, auf einer schlechten Kondition der ganzen Larve beruhen kann, wie wir dies betreffs der Ausdifferenzierung der *Psamm.*-Keulen mehrmals hervorgehoben haben. Und dass auch diese beste unsrer drei Larven sich vielleicht nicht in erstklassiger Kondition befindet, darf wohl nicht verwundern, da sowohl die Induktion des Darmes als die Bildung des Skeletts von Zellen besorgt wurden, die einem familienfremden Seeigel angehören. Die mangelhafte Entwicklung

der *Sphaer.*-Merkmale im Scheitelteil kann aber auch darauf beruhen, dass das Auswachsen der hinteren Körperstäbe und die Bildung des viereckigen Rahmens vom Ektoderm geleitet wird, und dieses ist ein reines *Psamm.*-Ektoderm, das diese Eigenschaften nicht besitzt (vgl. oben S. 817). Es kann auch eine Hemmungserscheinung seitens des *Psamm.* sein. Schliesslich kann es sich um ein Mischskelett handeln, nämlich falls das präsumtive Ektoderm von *Psamm.* aus einem sog. subäquatorialen Ei (HÖRSTADIUS, 1935, S. 309, vgl. auch. oben S. 861) stammt und infolgedessen selbst eine geringe Menge Skelettzellen geliefert hat. Auch ein Teil des Darmes könnte in dieser Weise entstanden sein. Dass er aber so gross geworden ist, muss auch unter dieser Voraussetzung aller Wahrscheinlichkeit nach einer Induktion zugeschrieben werden.

Da die Herkunft der Skelettbildner nicht durch Vitalfärbung festgestellt wurde, können wir nicht mit Bestimmtheit sagen, ob das Skelett aus lauter *Sphaer.*-Skelettzellen gebildet wurde und deshalb unvollständig ist, weil es entweder nur kümmerlich entwickelt ist oder wegen der Einflüsse des *Psamm.*-Ektoderms nicht anders werden konnte, oder ob es als ein sowohl aus *Sphaer.*- als aus *Psamm.*-Skelettbildner erzeugtes Mischskelett anzuschen ist. Der Darm muss als ganz oder teilweise induziert betrachtet werden.

IV. — Schlussfolgerungen und Diskussion.

Die oben geschilderten Versuche wurden nur gelegentlich, in sehr kurzer Zeit ausgeführt. Es scheint mir jedoch, dass sie einige neue Ergebnisse geliefert haben, die eine Mitteilung in dieser Arbeit rechtfertigen.

Es wurde zuerst, bei Vereinigung zweier Meridionalhälften von *Parac.* und *Psamm.*, gezeigt, dass mit unsrer Transplantationsmethode einheitliche Chimären erhalten werden können. Dann konnten wir, mit derselben Kombination, eine Keimblattchimäre in der von v. Ubisch als ideal bezeichneten Weise (vgl. oben S. 858) herstellen, wo das gesamte präsumtive Ektoderm der einen Art, das gesamte präsumtive Entomesoderm der anderen angehört (Abb. 27). Schliesslich konnten wir auch bei Implantation von familien- und ordnungsverschiedenen Mikromeren in das gesamte präsumtive Ektoderm in einem frühen Furchungsstadium dank der induzierenden Wirkung des Implantats mehr oder weniger gute Plutei erhalten. Diese enthalten also alle Keimblätter, aber hier gehören nur die Skelettbildner der einen Art, alle die übrigen Keimblätter der anderen an.

Transplantationen wurden nur mit den nahe verwandten *Parac.* und *Psamm.* ausgeführt, bei den übrigen Kombinationen wurde die Implantanionsmethode benutzt. Die Verwachsung gelang nicht so leicht wie bei arteigener Transplantation. Bei der Kombination weniger verwandter Arten können die implantierten Mikromeren oft ausgestossen werden. Arteigene Mikromeren brauchen aber auch nicht in das Blastozöl eingesteckt zu werden, sie können direkt in die Wand einer Blastula (animal, vegetativ oder seitlich) eingefügt werden (HÖRSTADIUS, 1935).

Auch bei der Implantation der S. 844 erwähnten Mikromeren einer heterospermen Merogone in das gesamte präsumtive Ektoderm eines Ganzkeimes derselben Spezies wie der des Zytoplasmas der Merogone, konnten wir sie ohne Schwierigkeit in die vegetative Oeffnung einsetzen, wo sie ebenso leicht wie arteigene Mikromeren festwuchsen. Während also ganze artfremde Zellen nicht leicht verwachsen, hat die Wirkung des artfremden Kernes in den Mikromeren die Fähigkeit zur Verwachsung nicht beeinträchtigt.

Nur bei der Kombination *Psamm.-Parac.* konnten wir eine einigermassen gute Entwicklung der heterospermen Merogone erhalten. Andere Kombinationen können wohl Bastarde und Keimblattchimären geben, aber keine lebensfähigen Merogone. Ueber diese Verhältnisse siehe die Diskussion unten S. 869.

Spemann (1919) hat bei den Urodelen seitliche Gastrulahälften verschiedener Individuen zur Verheilung gebracht. Die beiden zusammenliegenden Hälften des Organisationszentrums wirkten sich einheitlich aus, so dass solch ein Keim sich als ein normaler entwickelte. Wurde eine Hälfte von *Triton taeniatus* mit einer Hälfte eines Bastards von *Triton taeniatus* ♀ + *Triton cristatus* ♂ vereinigt, so war auch das Resultat eine Einheitslarve, aber die Speziesmerkmale blieben in jeder Keimhälfte herkunftsgemäss erhalten. Bei unsrer Kombination von Meridionalhälften haben wir auch Einheitslarven bekommen, wir haben sie aber nicht lange genug gezüchtet, um Speziesmerkmale finden zu können. Da der Unterschied das Skelett betrifft, wären wohl zwei artverschiedene Hälften kaum zu erwarten, weil die Skelettbildner im Blastozöl sich wahrscheinlich miteinander vermengen.

Geinitz (1925) hat bei den Amphibien Organisatoren in Wirte anderer Art, Gattung, Familie und Ordnung verpflanzt. In den ersten Fällen hat das Implantat in dem Wirt eine sekundäre Embryoanlage induziert, wie bei arteigener Implantation. Bei Verwendung eines ordnungsfremden Organisators wurde auch eine sekundäre Embryoanlage hervorgerufen, aber der Organisator hat sich nicht mit Material des Wirtes zur Bildung chimärenartiger Organe ergänzt, sondern er hat sich selbst zu gewissen Organen differenziert, während auch die induzierte Embryoanlage dieselben Organe geliefert hat, welche also in doppelter Zahl vorkommen. Der ordnungsfremde Organisator hat also Organe induzieren können, aber seine Zellen haben nicht an ihrer Bildung teilgenommen. Dementgegen stehen neue Befunde von Holtfreter (1935), dahin gehend, dass tatsächlich ein einheitliches Zusammenarbeiten von xenoplastischen Amphibiengeweben möglich ist, obwohl dies offensichtlich nur unter Ueberwindung gewisser innerer Widerstände geschehen kann.

Bei der familienungleichen Kombination präs. Ekt. *Psamm.* + Mikr. *Sphaerechinus* sowie bei der ordnungsverschiedenen Kombination präs. Ekt. *Parac.* + *Echinocardium cordatum* wurden so grosse Urdärme invaginiert, dass wir sie nicht als Selbstdifferenzierung eines subäquatorialen Fragmentes (animale Hälfte + veg_1) rechnen können sondern sie als, ganz oder teilweise, induziert betrachten müssen. Es handelt sich aber hier nicht wie bei den Amphibien um die Bil-

dung einer zweiten, seitlichen Embryoanlage, sondern um eine Verstärkung des ursprünglichen vegetativen Gefälles, so dass eine Larve aus einem Fragment entsteht, das sonst nur Ektoderm geliefert hätte. Wir haben es jedoch hier mit einer ordnungsfremden Induktion eines Darmes zu tun. (Bei seitlicher Implantation von Mikromeren in einen Ganzkeim können auch bei den Seeigeln sekundäre Anlagen gleichzeitig mit der normalen Entwicklung hervorgerufen werden (HÖRSTADIUS, 1935.) Die zweite Frage, wenn wir unsere Ergebnisse mit denen GEINITZ' und HOLTFRETERS vergleichen, lautet : Sind die Zellen familien- oder ordnungsfremden Implantats mit den Zellen des Wirtes zur Bildung gemeinsamer Organe zusammengetreten? Bei der ordnungsverschiedenen Kombination *Parac.+Echinocardium cordatum* wurden die Mikromeren vitalgefärbt und wanderten später alle als Skelettbildnerzellen ins Blastozöl hinein. Der Urdarm bestand also aus lauter *Parac.*-Zellen. Bei der Kombination *Parac.* +*Sphaer.* kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob die Mikromeren völlig ins Blastozöl traten, oder ob ein Teil von ihnen ev. an der Bildung des Urdarms teilnahm. Die Frage bleibt offen. Können sich nun aber die Skelettbildner, falls sie verschiedener Herkunft sind, zu einem einheitlichen skelettausscheidenden Organ zusammenschliessen?

In seinen jahrelangen, mühsamen Untersuchungen über Keimblattchimären hat v. UBISCH (1931-1934) die Formbildung in der Seeigelentwicklung studiert. Er hat sich dabei mit darmlosen Keimen oder solchen mit einem Mischskelett begnügt. Unsere Ergebnisse sind nur deshalb angeführt, weil sie die Möglichkeiten zeigen, Keimblattchimären im wahrsten Sinne des Wortes herzustellen und Darminduktionen auch mit familien- und ordnungsfremden Mikromeren zu erhalten. Betreffs der Skelettbildung hat unser Material nicht viel über die Ergebnisse v. Ubischs hinaus zu sagen — wir erinnern jedoch an die Querbrücken in zwei von den drei Keimen mit *Sphaerechinus*-Mikromeren. Solche erhielt v. Ubisch nicht in seinen Kombinationen mit *Sphaerechinus*. Ich möchte aber diese Gelegenheit benutzen, um eine Schlussfolgerung v. Ubischs zur Diskussion aufzunehmen. Hierdurch gelangen wir zu dem Hauptthema dieser Arbeit zurück, nämlich der Frage nach der Rolle von Kern und Plasma bei der Entwicklung der Speziesmerkmale.

In seinen ersten diesbezüglichen Arbeiten findet v. UBISCH (1931 *a*, S. 181; *b*, S. 233), dass die Implantat- und Wirtsskelettbildner sich zu einer oft weitgehenden harmonischen Einheit zusammenschliessen können, so dass äusserst fein ineinandergreifende Mosaikskelette entstehen. Die Zusammenarbeit der beiden Skelettbildnersortimente kann so innig sein, dass Chimärenskelette entstehen, die stark an Bastardskelette erinnern. Im Endeffekt kommt es also fast auf dasselbe hinaus, ob sich Skelettbildnerzellen verschiedener Herkunft zu gemeinsamer Skelettbildung zusammenfinden, oder ob durch Kreuzbefruchtung eine Vereinigung der beiderseitigen für die Skelettbildung massgebenden Erbanlagen stattfindet. Hier wird also nur gesagt, dass ein Mischskelett von Mosaiknatur dasselbe Aussehen wie ein Bastardskelett annehmen kann.

In den späteren Arbeiten gibt aber v. Ubisch eine andere Deutung. Er geht von der Tatsache aus, dass die Skelettbildnerzellen ein Synzytium bilden, aus welchem die Kalkstäbe zunächst intrazellulär, später interzellulär ausgeschieden werden. Da die Skelettbildner der Bastarde und Keimblattchimären mit Mischskelett der qualitativen Zusammensetzung des Chromatins, nicht aber der Qualität des Plasmas nach übereinstimmen (die Bastarde haben nur mütterliches, die Keimblattchimären mit Mischskelett sowohl Wirts- als Spenderplasma) und doch beide intermediäre Skelette geben, so findet v. Ubisch, und auch Nümann (1933), dass für die Ausbildung des Skeletts das Chromatin von entscheidender Bedeutung ist. Er findet es des weiteren irrelevant, ob die Realisation der Anlagen von einem Bastardkern in einem Plasma der einen Spezies ausgeht, oder ob, wie in den Chimären, homozygote Kerne zweier Spezies auf eine gemeinsame Plasmamasse (welche also teilweise der einen, teilweise der anderen Art angehört) einwirken. v. Ubisch hat nun aber nicht, soweit ich aus seinen Arbeiten ersehen kann, etwa durch Vitalfärbungen festgestellt, dass in den Keimblattchimären mit gemischten Mikromeren tatsächlich ein gemeinsames Synzytium gebildet wird. Im Hinblick auf die Tatsachen, dass bei meinen Versuchen ordnungsfremde Mikromeren ausgestossen wurden, und dass bei den Amphibien die Zellen sich nicht leicht zur Bildung einheitlicher Organe zusammenschliessen (Geinitz, Holtfreter), finde ich diese Annahme etwas gewagt, solange sie nicht experimentell bewiesen wird. Anderseits finde ich sie aber nicht unwahrscheinlich, nämlich in Anbetracht der positiven Ergebnisse Holtfreters an Amphibien und vor allem der Transplantationen Hämmerlings (S. 809), bei welchen er Teile von Zellen der Schirmalgen *Acetabularia Wettsteinii* und *A. mediterranea* zur Verwachsung bringen konnte. Es scheint mir, dass die erste von v. Ubisch gegebene Erklärung ausreichend sein könnte, nämlich dass die intermediären Skelette als Mosaikskelette aufgefasst werden können. Schon 1928 (S. 80) habe ich gezeigt, dass das Skelett trotz der Implantation vier überzähliger, arteigener Mikromeren typisch ausdifferenziert wird (von v. Ubisch bestätigt 1931, S. 226), und die Deutung gegeben, dass Doppelbildungen deswegen nicht entstehen, weil die weitere Entwicklung, also das Auswachsen der Stäbe, unter dem Einfluss des Ektoderms steht. In Uebereinstimmung hiermit kann man sich vorstellen, dass bei der Entwicklung der Chimärenskelette in verschiedenen Fällen eine verschiedene Menge der Wirts- und der Spenderskelettbildner vom Ektoderm zur Skelettausscheidung aktiviert wird, wodurch eine grosse Variation entstehen kann. Die Annahme eines einheitlichen Synzytiums ist wohl nicht notwendig; da die Stäbe interzellulär gebildet werden, könnte es sich auch um einige dicht aneinander grenzende Synzytien handeln, deren jedes nur Kerne und Zytoplasma einer Spezies enthält. Diese Erklärung kann wohl auch in den Fällen ausreichen, wo der Wirt ein kompliziertes (Gitter-)Skelett, der Spender ein einfaches Skelett besitzt. Das Mischskelett sieht intermediär aus, weil es streckenweise aus « einfachen » Ske-

leitbildnern aufgebaut wird. Die Ausführungen Nümanns (1933), wonach der komplizierte Bau der Chimärenskelette in gewissen Fällen nur durch die Annahme eines gemeinsamen Synzytiums erklärt werden könne, finde ich nicht beweisend, besonders da er in anderen Larven von einem Mosaik spricht. Auch die Argumente Altrogges (1935) scheinen mir nicht entscheidend. Er meint, dass auch bei den Skeletten der Bastardchimären (d. h. Keime mit implantierten Bastardmikromeren) nichts gegen die Annahme eines genetischen Prozesses als Bildungsprinzip spricht. Er findet die genetische Natur des Bildungsprozesses so gut wie gesichert (a. a. O., S. 307-308). Mir scheint aber, dass in der Tat auch gegen die Mosaikhypothese keine gewichtigen Einwände erhoben werden können. Ich finde die Hypothese eines gemeinsamen Synzytiums vielleicht ebenso wahrscheinlich wie die eines Mosaik, aber ich würde es für ratsam halten, nicht an Hand der Chimärenskelette die Frage der Bedeutung der Genquantitätsverhältnisse für die Merkmalsausprägung in der Genetik zu diskutieren, solange nicht durch eingehende Untersuchungen mittels Vitalfärbungen tatsächlich bewiesen wird, dass einheitliche Synzytien gebildet werden und, wenn dies geschieht, ein Skelettmerkmal der einen Spezies in einem Bereich des Synzytiums auftritt, der aus Kern und Zytoplasma der anderen zusammengesetzt ist. Erst dann steht ein genetischer Vergleich mit den Bastarden auf festem Boden.

Betreffs der obenerwähnten Schlussfolgerung, die v. Ubisch auf diesem Wege weiter gezogen hat, dass nur das Chromatin bei der Ausdifferenzierung der Speziesmerkmale der Chimärenskelette von entscheidender Bedeutung sei, glaube ich, dass ein zytoplasmatischer Einfluss, falls er vorkommen könnte, so schwach sein würde, dass man kaum erwarten kann, ihn bei Chimärenskeletten, die in so mannigfaltigen Formen auftreten, konstatieren zu können. Denn hier sind ja die Kerne der beiden Spezies tätig und ausserdem allzu viele unsichere Faktoren mit im Spiel, wie die Einwirkung des Ektoderms, das Wohlbefinden der implantierten Skelettzellen in der fremden Umgebung, die Ungewissheit, wieviele Skelettzellen der einen oder der anderen Spezies aktiviert werden (vgl. oben), die Schwierigkeit, den Grad von Zwischenstellung, den das Chimärenskelett aufweist, zu beurteilen, usw.

M. — DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Unsere Ergebnisse berühren teils die Frage, inwieweit Zellen oder Kern und Zytoplasma von verschiedenen Spezies zusammenarbeiten können, teils das Problem, ob auch das Zytoplasma Vererbungsträger sei.

Betreffs der ersten Frage haben wir gesehen, dass echte Keimblattchimären durch Transplantation gattungsfremder Arten (*Psamm.* u. *Parac.*) hergestellt werden können. Die Transplantation gelingt aber nicht so leicht wie bei homo-

plastischer Transplantation. Werden aber Zellen einer Spezies mit Zellen eines Bastardmerogons, dessen Zytoplasma aus der fraglichen Spezies stammt, vereinigt, geht die Transplantation ebenso leicht wie eine homoplastiche vonstatten. Der fremde Kern ändert also nicht den Charakter des Zytoplasmas in dieser Hinsicht ab, wenigstens nicht in der kurzen Zeitspanne, um die es sich hier handelt (von der Befruchtung bis zum 16-Zellenstadium). Mit den familienfremden *Sphaerechinus* und *Psammechinus* oder *Paracentrotus* erhielt v. Ubisch einige Verwachsungen (vgl. 859). Mit familienfremden und ordnungsfremden Kombinationen habe ich keine Transplantation versucht, nur Mikromeren nach der Einsteckmethode implantiert. Sowohl familienfremde als gattungsfremde Organisatoren konnten induzieren (S. 866). Wir wissen aus den Untersuchungen v. Ubischs, dass auch ordnungsfremde Mikromeren zusammen ein Mischskelett erzeugen können. Hierbei muss aber, meiner Ansicht nach, bis auf weiteres die Frage offen gelassen werden, ob ein einheitliches Synzytium entsteht oder nur ein Mosaik (S. 867-869). Schliesslich haben wir konstatieren können, dass ein Kern in gattungsfremdem Zytoplasma so gut gedeihen kann, dass die heterospermen Merogone wochenlang leben und Nahrung aufnehmen können (*Parac.-Psamm.*). Bei anderen Kombinationen lebten die Bastardmerogone nicht so lange.

Wir wissen, dass auch gewöhnliche Hybriden in verschiedenen Kombinationen sich verschieden weit entwickeln. Es erhebt sich die Frage, in welcher Hinsicht Kern und Plasma nicht zusammenarbeiten können. In vielen Hybriden werden die Chromosomen in den Furchungsstadien oder während der Gastrulation ausgestossen. Baltzer (1910) meint, dass es dann stets nur die väterlichen Chromosomen sind, die eliminiert werden, während Doncaster und Gray (1913, S. 505) wenigstens in einem Fall (*Echinus acutus* ♀ + *Echinus esculentus* ♂) zu der Annahme neigen, dass die eliminierten Chromosome von der Mutter stammen. Das Vorkommen der Elimination scheint nichts mit der näheren oder entfernteren Verwandtschaft der Arten zu tun zu haben, denn *Antedon*-Chromosomen werden im Ei von *Parac.* oder *Psamm. micr.* nicht ausgestossen, sondern machen die Teilungen mit (Godlewski, 1906), und bei Befruchtung des *Sphaerechinus*-Eies mit Spermien von *Parac.* oder *Psamm.* tritt auch keine Elimination auf, während bei der reziproken Kombination *Parac.*- oder *Psamm.*-Ei mit *Spaer.*-Spermium 16-18 der väterlichen Chromosomen schon in den ersten Furchungsstadien eliminiert werden (Baltzer, 1910). Anderseits steht, wie Schleip (1929 , S. 527) betont, diese Verschiedenheit des Verhaltens der Chromosomen in keiner Beziehung zu ihrem Vermögen, in einem artfremden Eiplasma ihre Arteigenschaften zum Ausdruck zu bringen. Obwohl die *Antedon*-Chromosome in einem Bastard mit einem Seeigel nicht ausgestossen werden, können sie sich nicht auswirken, denn die Larve zeigt rein mütterliches Aussehen. Für eine gesunde Entwicklung einer Hybride ist wohl nicht nur die physiologische Bedingung massgebend, dass die Chromosomen nicht eliminiert werden und sich auswirken können. Es spielt wahrscheinlich auch die Anzahl und die Form

der Chromosomen eine Rolle. Wenn sie hierin zu stark abweichen, werden sie voraussichtlich bei den Mitosen früher oder später unregelmässig verteilt, was nach den bekannten Untersuchungen Boveris schädliche Wirkungen hat. Dass die Bastardmerogone *Parac.-Psamm.* sich besser als andere entwickeln, rührt nun vielleicht nicht nur daher, dass Kern und Plasma physiologisch gut zusammenarbeiten, sondern auch daher, dass die Chromatingarnituren so übereinstimmend sind. Nach BALTZER (1909) besitzen beide im haploiden Kern 18 Chromosomen, welche von den Spindelfasern in der Nähe der Mitte angegriffen werden und infolgedessen nach ihrer Spaltung Hakenform annehmen. Der einzige Unterschied soll darin bestehen, dass ein hufeisenförmiges Chromosom im haploiden *Psamm.*-Kern einem stäbchenförmigen in *Parac.* entspricht. *Sphaerechinus* dagegen, mit welcher Art die erwähnten nur kurzlebige Bastardmerogone geben, hat 20 Chromosome (BALTZER, 1910, S. 510), an deren Enden die Zugfasern sich ansetzen, so dass alle Tochterchromosomen sich zu geraden Stäben ausstrecken. In den Bastardmerogonen sind die Chromosomengarnituren einheitlich, wir haben also nicht eine unregelmässige Mischung mit den Chromosomen einer anderen Spezies zu fürchten. Es ist aber doch möglich, dass wir eben dem Umstand, dass die Chromosome in *Parac.* und *Psamm.* einander so ähnlich sind, die gute Entwicklung der Bastardmerogone zu verdanken haben. Sonst wären vielleicht im Laufe der Entwicklung Störungen deshalb aufgetreten, weil Plasma und Chromosomen bei der Zellteilung nicht vollkommen typisch zusammenarbeiten können.

Auf Grund seiner Versuche über die Entwicklung sowohl bastardmerogonischer als dispermer Eier ist BOVERI (1918) zu der Auffassung gekommen, dass in der Entwicklung zwei in Bezug auf die Mitwirkung des Kerns essentiell verschiedene Perioden zu unterscheiden sind : eine erste, in welcher die Konstitution des Eiplasmas massgebend ist, während vom Kern nur gewisse generelle Qualitäten gefordert werden; und eine zweite, in welcher die Chromosomen durch ihre spezifischen Eigenschaften zur Geltung kommen, und in welcher der Keim, wenn diese Wirkung ausbleibt oder eine unrichtige ist, zugrunde geht. Diese Auffassung gründet sich u. a. auf die folgenden Tatsachen. Zur Entwicklung bis zur Gastrula genügt in einem Merogon sogar ein Kern einer entfernt verwandten Art. Solche ein Bastardmerogon stellt aber die Entwicklung ein, wenn die Gastrulation beginnt, und bei homospermer Dispermie erkranken die Keime zu demselben Zeitpunkt. Im ersten Fall versagt der Kern, weil die Chromosome nicht auf das Plasma, in dem sie sich befinden, abgestimmt sind, im zweiten Fall, weil die Chromosomen, obgleich zu diesem Plasma passend, nicht zu der richtigen Kombination vereinigt sind. Daher müssen es spezifische Eigenschaften des Kernes sein, die nach der beginnenden Gastrulation in Wirksamkeit treten, dies aber nur im nahe verwandten Zytoplasma, oder wenn die arteigenen Kerne normal sind. Dass gewöhnliche Bastarde sich zu Plutei entwickeln, sogar oft mit rein väterlichen Skeletteigenschaften (vgl. S. 810),

während Bastardmerogone derselben Kombination nicht über das Blastulastadium hinausgelangen, würde sich also in der Weise erklären, dass das fragliche artfremde Chromatin nicht die spezifischen Eigenschaften besitzt, im Merogon die Lebensvorrichtungen zu besorgen, dass es aber im gewöhnlichen Bastard, wo diese unter Einfluss des weiblichen Chromatins ablaufen können, die Vererbungsrichtung bestimmen kann.

Bei einer Beurteilung dieser Hypothese fragt es sich zuerst, ob die rein väterlichen Skeletteigenschaften, mit welchen Boveri in gewöhnlichen Bastarden rechnet, wirklich von dem väterlichen Kern bestimmt werden, oder ob sie nicht nur als ein Resultat einer unvollständigen Differenzierung anzusehen sind, wo die väterlichen, d. h. hier die einfacheren, Eigenschaften bloss wegen der schlechten Kondition der Bastarde hervortreten.

Boveri gründet seine Hypothese zum Teil auf die Vorstellung, dass ein Bastardmerogon zu Anfang der Gastrulation die Entwicklung einstellt. Unsere Ergebnisse lassen sich kaum damit vereinbaren. *Parac.* oder *Psamm.* Zytopl. + *Sphaer.* Kern erreichten nur ein frühes Blastulastadium, brachten es höchstens zu einer zitternden Bewegung (S. 822). *Sphaer.* Zytopl. + *Psamm.* Kern stellten in einem späteren Blastulastadium die Entwicklung ein. Die meisten *Psamm. miliaris* Zytopl. + *Echinus esculentus* Kern wurden als Blastulae mit pathologischen Zellen angefüllt und starben vor der Gastrulation. Nur ein paar von ihnen invaginierten einen sehr kleinen Urdarm, und erhielten winzige Dreistrahler. Bei *Sphaer.* Zytopl. + *Parac.* Kern erreichte der Urdarm halbe Länge, die Larve wurde etwas prismaförmig und konnte kleine Dreistrahler sowie ein Stomodaeum ausdifferenzieren. Die Kombination *Psamm. miliaris* Zytopl. + *Parac.* Kern wurde pluteusähnlich, aber mit nur kümmerlich entwickeltem Skelett. *Psamm. microtuberculatus* und *Parac.* schliesslich gaben, in beiden Richtungen, gute Plutei. Diese Zusammenstellung scheint mir gegen die Annahme Boveris zu sprechen, denn hier tritt der Stillstand in der Entwicklung nicht nur zu Anfang der Gastrulation, sondern zu den verschiedensten Zeitpunkten ein.

In diesem Zusammenhang sei auf die folgenden Beobachtungen Hirschlers (1918) aufmerksam gemacht. Hirschler fand, dass der Golgische Binnenapparat bei der Dotterbildung im Ei von dem gewöhnlichen netzförmigen (komplexen) Typus zu einem diffusen Typus überging, in welchem das Netz zu kleinen Stäbchen usw. zerfiel. In Blastulae und jungen Gastrulae von *Limnaea* fand er noch den diffusen Typus, in den folgenden Larvenstadien trat der komplexe Typus wieder auf. Dies geschah aber nicht gleichzeitig in den verschiedenen Geweben. So konnten die Nervenzellen, Nuchalzellen und Mesodermzellen der Körperhöhle schon den komplexen Typus zeigen, während die Epithelzellen und die Urniere sich in einem Uebergangsstadium befanden und die grossen Eiweisszellen in dieser Hinsicht noch diffus waren. Hirschler fand, dass der komplexe Typus erst dann auftritt, wenn das Dotter in den Zellen verbraucht wird. Hängt dies mit veränderten Stoffwechselvorgängen zusammen? In den Bastardmero-

gonen von Seeigeln und Amphibien erkranken Zellen früher oder später, verschieden in verschiedenen Kombinationen. Wir erinnern besonders an das Kopfmesenchym der Amphibien (S. 814). Es würde vielleicht von Interesse sein, zu untersuchen, ob der Golgi-Apparat in den Bastardmerogonen typisch ausdifferenziert wird.

Betreffs der Vererbung sind wir zu dem Schluss gekommen, dass die charakteristischen *Psamm.*-Keulen (Abb. 5, 6) in intermediärer Form in Hybriden auftreten und in heterospermen Merogonen mit *Psamm.* Kern vollkommen typisch werden können (Abb. 17 A, B, D, N). Die fragliche Eigenschaft wird also mit dem Spermium überführt. In den reziproken Bastardmerogonen (*Psamm.* Zytopl. + *Parac.* Kern) traten Gebilde auf, deren Natur zweifelhaft ist. Wir können sie als *Psamm.*-Merkmale deuten, welche durch das Zytoplasma überführt werden. Wir können sie aber auch als atypische *Parac.*-Merkmale betrachten, welche vom Kern bedingt sind und hier durch das fremde Plasma, sonst nur unter gewissen Umständen, wie erhöhter Temperatur, ausgelöst werden. Die Frage wurde also offen gelassen, ob das Zytoplasma die fragliche Eigenschaft überführen kann.

Es sei aber hier die Gelegenheit benutzt, zu diskutieren, wie weit überhaupt ein Merogonieversuch uns führen kann, auch wenn er bei reziproken Kreuzungen einwandfreie Ergebnisse geben könnte.

Bei Tieren sind ja die Vererbungsversuche mit Bastardmerogonen bis jetzt gescheitert. Bei Pflanzen sind einige Fälle von Bastardmerogonie bekannt (vgl. S. 814), ausserdem die Versuche Harders und Hämmerlings mit unvollständiger Ausschaltung (S. 808 und 809). In Bezug auf eine Plasmawirkung sind alle diese Versuche negativ ausgefallen, mit Ausnahme derjenigen Harders, aber hier handelt es sich um ziemlich undeutliche Habitusmerkmale. Betreffs der Fälle von angeblicher Plasmawirkung bei reziproken Kreuzungen liefert Goldschmidt (1934) die folgende Zusammenstellung. Eine Plasmawirkung auf Gene ist mehrmals beobachtet worden. Die Wirkung äussert sich als eine Neigung in Richtung der Mutter oder als eine Hemmung gewisser oder aller Gene. Wenige oder keine solche Fälle sind bekannt bei Kreuzungen von Varietäten oder Mutanten derselben Spezies; die Wirkung wird stärker bei geringerer Verwandtschaft. Nicht alle Charaktere werden vom Zytoplasma beeinflusst; ausser um eine allgemeine Hemmung handelt es sich um Eigenschaften quantitativer Natur, wie Grösse, Pigmentierung, Form der Organe usw. Hieraus schliesst Goldschmidt (a. a. O.), dass das Zytoplasma nicht wie Gene wirkt, sondern eine allgemeine physikalisch-chemische Wirkung hat. Es sei wahrscheinlich kein einziger Fall bekannt, mit Ausnahme von Plastiden (vgl. S. 806), wo ein definitives, erbliches Merkmal allein durch das Zytoplasma bestimmt wird. Die Ursache zu der Plasmawirkung findet nun Goldschmidt darin, dass die Geschwindigkeit gewisser Prozesse sich im fremden Plasma ändert.

Diese Deutung hat Goldschmidt (1933) meinen Resultaten gegeben, wie sie

in meiner kurzen vorläufigen Mitteilung 1932 angeführt sind. Wir sehen hier von den komplizierteren Verhältnissen ab, die durch die Wärmeversuche usw. entstanden sind. Die Annahme, dass *Psamm.*-Merkmale zytoplasmatisch überführt werden, scheint mir nun nicht in der von Goldschmidt angegebenen Weise erklärt werden zu können, weil es sich hier um eine im Verhältnis zu der korngebenden Spezies neue, positive Eigenschaft (höckerige bzw. schlichte Keulen), handelt.

Dagegen kann eine andere Erklärung gegeben werden für den Fall, dass ein Merkmal in einem Bastardmerogon zytoplasmatisch überführt wird, nämlich die, dass der Eikern vor seiner Entfernung, also auch vor der Befruchtung, auf das Zytoplasma determinierend gewirkt hat. Diese Deutung einer mütterlichen Vererbung wurde zuerst von Federley (1914) an Hand der Beobachtungen Toyamas (1912) an *Bombyx mori* gegeben. Die Eischale, das Dotter usw. werden im Körper der Mutter vor der Befruchtung produziert, sie werden also unter Einfluss des mütterlichen Genbestands gebildet, gehören aber scheinbar der neuen Generation an. In ähnlicher Weise wurde die Erblichkeit der Links- und Rechtsdrehung bei *Limnaea* (Boycott and Diver, 1923) von Sturtevant (1923) gedeutet. Im *Bombyx* Ei haben Goldschmidt und Katsuki (1931) ein rezessives Gen gefunden, welches veranlasst, dass der zweite Richtungskörper zurückgehalten wird. Es erfolgt eine Doppelbefruchtung, wonach somatische und geschlechtliche Mosaike auftreten. Auch andere Fälle sind bekannt. Diese Beobachtungen zeigen also, dass eine scheinbar plasmatische Vererbung in der Tat einer Genwirkung im Laufe des Eiwachstums oder wenigstens vor der Befruchtung entspricht. Dieser Gesichtspunkt ist auch auf unsere Merogonieversuche anwendtbar (vgl. Huxley and De Beer, 1934, S. 405). Es hat sich also herausgestellt, dass der kühne Gedanke Boveris, mit einem Schlag das Kern-Plasma-Problem zur Entscheidung zu bringen, sich nicht so einfach realisieren lässt. Aus dem angeführten Grunde wäre es also auch bei einwandfreien Ergebnissen erforderlich, mehrere Generationen zu züchten, um eine Beantwortung der aufgestellten Frage zu erhalten. Die Hoffnung scheint nicht gross, heterosperme Seeigelmerogone über die Metamorphose hinaus und bis zur Geschlechtsreife züchten zu können. Ein Versuch wäre jedoch wünschenswert.

Der Gedanke ist schliesslich ausgesprochen worden, dass man auch bei einwandfreier Plasmawirkung in einigen Generationen nicht vom Zytoplasma als autonomem Merkmalsträger sprechen darf, denn alle Fälle von Plasmawirkung könnte Produkte einer Genwirkung sein, nämlich in dem Sinne, dass das Genom sich ein Plasma selbst schafft. Kernfremdes Plasma sollte also vom Genom umgeformt werden können. Dann würde die Plasmawirkung in mehreren Generationen von Bastardmerogonen oder in Hybriden, die immer wieder mit der Spezies des Vaters rückgekreuzt werden, allmählich aufhören. Solche Fälle sind tatsächlich bekannt : male sterility bei Mais (Rhoades 1933), die Fertilität bei Epilobium (Michaelis 1933). Prinzipiell ähnlich wären die Verhältnisse bei Protisten, wo durch äussere Faktoren entstandene plasmatische Modifikatio-

nen im Laufe von 8-10 Generationen vom Kern zum Verschwinden gebracht werden (Jollos). In den Versuchen Harders (S. 808) an Pilzen und v. Wettsteins an Moosen (S. 806) wurde dagegen ein dauernder Einfluss des Plasmas beobachtet, im letzteren Falle trotz der 6-8 Jahre dauernden Einwirkung eines 1-3-fachen fremden Genoms. Hierzu bemerkt HÄMMERLING (1934), dass im Versuch Harders sich kein Sexualvorgang abspielt, der nach Jollos für die umformende Wirkung des Kernes wichtig ist, und dass im Versuch v. Wettsteins die plasmafremden Gene, vielleicht zu fremd sind, um umstimmend wirken zu können. In dem Falle bestände, nach Hämmerling, kein prinzipieller Unterschied zwischen Organismen ohne Plasmon (*Acetabularia* oben S. 809), solchen mit Plasmon (Moosen) und solchen mit nicht vollständig entwickeltem Plasmon (Epilobium), sondern nur ein gradueller, indem das Plasmon in allen Fällen genabhängig sei.

Es geht aus diesen Ueberlegungen hervor, dass man auf die alte Frage, ob auch das Zytoplasma autonomer Vererbungsträger sei, kaum eine einfache Antwort erwarten kann.

N. — ZUSAMMENFASSUNG

Merogone wurden in der Weise hergestellt, dass der Kern reifer, unbefruchteter Seeigeleier mitsamt möglichst weniger Plasmamenge mit einer Glasnadel weggeschnitten wurde, wonach das entkernte Ei arteigen oder artfremd befruchtet wurde. Heterosperme Merogone verschiedener Kombinationen lebten verschieden lang. *Paracentrotus lividus* oder *Psammechinus microtuberculatus* Zytoplasma + *Sphaerechinus granularis* Kern erreichten nur ein frühes, *Sphaer.* Zytopl. + *Psamm. microt.* Kern ein späteres Blastulastadium. Die meisten *Psamm. miliaris* Zytopl. + *Echinus esculentus* Kern starben auch vor der Gastrulation, nur ein paar von ihnen invaginierten einen sehr kleinen Urdarm und erhielten winzige Dreistrahler. Bei *Sphaer.* Zytopl. + *Parac.*-Kern erreichte der Urdarm halbe Länge, die Larve wurde etwas prismaförmig und konnte kleine Dreistrahler sowie ein Stomodaeum ausdifferenzieren. *Psamm. miliaris* Zytopl. + *Parac.*-Kern wurde pluteusähnlich, aber mit nur kümmerlichem Skelett (Abb. 2). *Psamm. microt.* und *Parac.* gaben, in beiden Richtungen, gute Plutei, die Nahrung aufnahmen und bis drei Wochen gezüchtet wurden. Diese Ergebnisse sprechen gegen die Hypothese Boveris, dass im Kern zwei verschiedene Bestandteile mit verschiedenen Aufgaben gemengt sind, wovon der eine, generelle Bestandteil die erste Entwicklungsperiode leitet, welche bei den Echinodermen bis zum Beginn der Gastrulation reicht und bei allen Echinodermen etwa gleich ist, während der andere Bestandteil spezifisch ist und zur Zeit der Gastrulation seine Wirkung einsetzt. Boveri hat diese Hypothese zum Teil auf die Vorstellung gründet, dass ein Bastardmerogon zu Anfang der Gastrulation die Entwicklung einstellt. Unsere Ergebnisse zeigen aber, dass die Bastardmerogone gewisser Kombinationen schon in einem frühen Blastulastadium absterben,

andere wochenlang als gute Plutei munter umherschwimmen und Nahrung aufnehmen können.

Die folgenden Ergebnisse wurden mit den beiden Arten *Paracentrotus lividus* und *Psammechinus microtuberculatus* gewonnen.

Psamm. erhält nach einigen Tagen stark verdickte, schräg medianwärts gerichtete, oft gespaltene Keulen an den Enden der Körperstäbe (Abb. 5, 6). *Parac.* hat normalerweise einfache Keulen (Abb. 7, 8). Nach etwa vier Wochen wachsen sie aber schräg median-scheitelwärts, doch ohne weitere Verdickungen (Abb. 9). Bei stark erhöhter Temperatur können auch die *Parac.*-Keulen unregelmässige Verdickungen und Auswüchse erhalten (Abb. 22). In Halblarven, die durch einen medianen Schnitt kurz vor der Gastrulation isoliert werden, können die Körperstäbe regulationsweise mediane Auswüchse bilden (Abb. 23). Sämtliche Versuche wurde etwa bei der Temperatur des Seewassers ausgeführt, die weit unterhalb der oberen Temperaturgrenze einer normalen Entwicklung liegt.

Es ist zu beachten, dass die *Psamm.*-Keule ein *Parac.*-Stadium durchläuft (Abb. 4, 5). In der Entwicklung zurückgebliebene *Psamm.*-Larven oder -Bastarde können also *Parac.*-ähnlich aussehen. Man darf nur die bestentwickelten Larven berücksichtigen.

Gewöhnliche Bastarde *Parac.* ♀ × *Psamm.* ♂ und *Psamm.* ♀ × *Parac.* ♂ geben intermediäre Keulen (Abb. 10, 11).

Homosperme Merogone beider Species können sich wie die normalen, diploiden Keime entwickeln (Abb. 12-15).

Heterosperme Merogone *Parac.* Zytopl. + *Psamm.*-Kern geben in den bestentwickelten Larven Keulen, die vollkommen *Psamm.*-typischen sind (Abb. 16, 17), und die verhältnismässig viel dicker und stärker medianwärts entwickelt werden als die Gebilde, welche in Wärme- oder Halblarven von *Parac.* erhalten werden können. Wir haben hier also Organismen vor uns, die aus Plasma von *Parac.* und Kern von *Psamm.* bestehen, und in denen ein Speziesmerkmal sich dem Kern gemäss ausdifferenziert.

Ein Teil der heterospermen Merogone *Psamm.* Zytopl. + *Parac.*-Kern erhält Auswüchse an den Körperstäben (Abb. 19). Diese Auswüchse stimmen einerseits mit solchen überein, die in Larven, wo der *Psamm.*-Kern repräsentiert ist, vorkommen (Abb. 24, 25), anderseits mit solchen, die in Wärme- oder Halblarven entstehen können (Abb. 22, 23). Die Frage wird offen gelassen, ob die fraglichen Auswüchse durch das *Psamm.*-Plasma überführt werden, oder ob sie durch den *Parac.*-Kern bedingt sind, hervorgerufen durch ungünstige Verhältnisse (das fremde Zytoplasma bzw. Wärme).

Es wurden Plutei hergestellt, deren Plasma und Kerne aus *Parac.* stammten mit Ausnahme nur der Kerne der Skelettbildnerzellen, und vice versa. Solche Larven glichen Plutei derjenigen Spezies, welche die Kerne der Skelettzellen geliefert hatte (Abb. 20, 21).

Zwei seitliche Meridionalhälften von *Psamm.* und *Parac.* konnten zu einer

Larve vereinigt werden (Abb. 26). Echte Keimblattchimären aus dem gesamten präsumtiven Ektoderm *Psamm.* + dem gesamten präsumtiven Entomesoderm *Parac.* wurden hergestellt (Abb. 27). Versuche mit Keimblattchimären aus den Arten *Psamm. microt.*, *Parac. liv.*, *Sphaer. granularis* und *Echinocardium cordatum* zeigten u. a., dass allzu fremde Mikromeren nach der Implantation möglichst wieder ausgestossen werden, und dass sogar ordnungsfremde Mikromeren einen Urdarm induzieren können. Die Deutung der Mischskelette in Keimblattchimären (v. UBISCH) wurde diskutiert (S. 867-869).

Es wird darauf hingewiesen, dass die beiden Arten *Parac.* und *Psamm. microt.*, deren Plasma und Kern in den heterospermen Merogonen so gut zusammenarbeiten können, in ihren Chromosomengarnituren weitgehend übereinstimmen (BALTZER). — Der Wert von Merogonieversuchen wird diskutiert (S. 873-875).

Aus dem Zootomischen Institut Stockholm
und den Zoologischen Stationen zu Neapel, Plymouth und Roscoff.

LITERATUR

ALTROGGE, HEINRICH, 1935, Ueber reziproke Bastardchimärenkombinationen von Echinocardium cordatum und Parechinus microtuberculatus. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 133.) — BALTZER, F., 1909, Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. (*Arch. f. Zellf.*, Bd. 2.) — IDEM, 1910, Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. (*Arch. f. Zelff.*, Bd. 5.) — IDEM, 1920, Ueber die experimentelle Erzeugung und die Entwicklung von Tritonbastarden ohne mütterliches Kermaterial. (*Verh. schweiz. naturf. Ges. Neuenburg.*) — IDEM, 1922, Ueber die Herstellung und Aufzucht eines haploiden Triton taeniatus. (*Verh. schweiz. naturf. Ges. Bern.*) — IDEM, 1930, Ueber die Entwicklung des Tritonmerogons Triton taeniatus ♀ × cristatus ♂. (*Rev. suisse Zool.*, vol. 37.) — IDEM, 1933, Ueber die Entwicklung von Tritonbastarden ohne Eikern. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*) — BIERENS DE HAAN, J. A., 1913*a*, Ueber homogene und heterogene Keimverschmelzungen bei Echiniden. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 36.) — IDEM, 1913*b*, Ueber die Entwicklung heterogener Verschmelzungen bei Echiniden. Ebenda, Bd. 37. — BOVERI, THEODOR, 1888, Ueber partielle Befruchtung. (*Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München*, Bd. 4.) — IDEM, 1889, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. (*Ges. Morph. u. Phys. München.*) — IDEM, 1895, Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 2.) — IDEM, 1901*a*, Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. (*Z. Jahrb. Abt. Anat.*, Bd. 14.) — IDEM, 1901*b*, Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenesis (B. Rawitz), neue Namen für eine alte Sache. (*An. Anz.*, Bd. 19.) — IDEM, 1905, Zellenstudien, V. Jena. — IDEM, 1914, Ueber die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. (*Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg*, N. F., Bd. 43.) — IDEM, 1918, Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigelbastarde. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 44, S. 417-471.) — BOYCOTT A. E., and DIVER, C., 1923, On the Inheritance of Sinistrality in *Limnaea peregra*. (*Proc. R. Soc. London*, vol. 95.) — CHITTENDEN, R. F. u.

PELLEW, 1927, A suggested interpretation of certain cases of anisogeny. Nature, vol. 119. — CORRENS, C., 1928, Ueber nicht mendelnde Vererburg. (*Z. ind. Abst. u. Verb.*, Suppl.-bd. 1 : *Verh. d. V. int. Kongr. f. Vererb.-wiss. Berlin*, 1927.) — DELAGE, Y., 1899, Études sur la Mérogonie. (*Arch. d. Zool. exp. et gén.*, sér. 3, t. 7.) — DONCASTER, L. u. GRAY, J., 1913, Cytological observations on the early stages of segmentation of Echinus hybrids. (*Quart. J. Micr. Sc.*, vol. 58.) — DRIESCH, HANS, 1893, Entwicklungsmechanische Studien, VII-X. (*Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 11.) — EAST, E. M., 1932, Studies on Self-Sterility, IX. *Genetics* 17. — IDEM, 1934, The nucleus-plasma problem. (*Am. Naturalist*, Bd. 48.) — ELSTER, HANS-JOACHIM, 1932, Studien über die Physiologie der Befruchtung. (Vorl. Mitt.) (*Zool. Anz.*, Bd. 97.) — IDEM, 1934, Beiträge zur Physiologie der Befruchtung. (*Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München*, Jahrg. 43.) — IDEM, 1935, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Physiologie der Befruchtung bei Echinoideen. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 133.) — ERDMANN, RH., 1909, Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigel. (*Arch. f. Zellf.*, Bd. 2.) — FEDERLEY, H., 1912, Ref. von Toyama, 1912, 1913, in (*Z. ind. Abst. u. Vererb.*, Bd. 12.) — FRY, HENRY, J., 1924, Cell dissection by hand. (*Anat. Rec.*, vol. 28.) — 1925, Asters in artificial parthenogenesis. (*J. Exp. Zool.*, vol. 43.) — IDEM, 1927, The cross fertilization of enucleated Echinarachnius eggs by Arbacia sperm. (*Biol. Bull.*, vol. 53.) — GEINITZ, B., 1925, Embryonale Transplantation zwischen Urodelen und Anuren. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 106.) — GODLEWSKI, M. E., 1906, Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 20.) — IDEM, 1908, Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äussere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. (*Arch. Entw.-mech.*, 26.) — GOLDSCHMIDT, R., 1924, Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation, I. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 101.) — GOLDSCHMIDT, R. u. KATSUKI, K., 1931, Vierte Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei Bombyx mori. (*Biol. Zentrlbl.*, Bd. 51.) — GOLDSCHMIDT, R., 1933, Protoplasmatische Vererbung. Scientia (Milano). — IDEM, 1934, The influence of the cytoplasm upon gene-controlled heredity. (*Am. Naturalist*, vol. 68.) — HADORN, ERNST, 1930, Ueber die Organentwicklung in bastardmerogonischen Transplantaten bei Triton. (*Rev. suisse Zool.*, t. 37.) — IDEM, 1932, Ueber Organentwicklung und histologische Differenzierung in transplantierten merogonischen Bastardgeweben. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, 125.) — IDEM, 1934, Ueber die Entwicklungsleistungen bastardmerogonischer Gewebe von Triton palmatus ♀ × Triton cristatus ♂ im Ganzkeim und als Explantat in vitro. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 131.) — IDEM, 1935, Chimärische Tritonlarven mit bastardmerogonischen und normalkernigen Teilstücken. (*Rev. suisse Zool.*, t. 42.) — HÄMMERLING, J., 1934, Ueber Genomwirkungen und Formbildungsfähigkeit bei *Acetabularia*. (*Roux, Arch. Entw.-mech.*, Bd. 132.) — HARDER, RICHARD, 1927, Zur Frage nach der Rolle von Kern und Protoplasma im Zellgeschehen und bei der Uebertragung von Eigenschaften. (Nach mikrochirurgischen Untersuchungen an Hymenomyzeten.) (*Zeitschr. f. Botanik*, Bd. 19.) — HARVEY, ETHEL BROWN, 1933, Development of the parts of sea-urchin eggs separated by centrifugal force. (*Biol. Bull.*, vol. 64.) — HEFFNER, B., 1908, Ueber experimentell erzeugte Mehrfachbildungen des Skeletts bei Echinidenlarven. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 26.) — HERBST, C., 1906, Vererbungsstudien. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 21-22.) — IDEM, 1907, *Ebenda*, Bd. 24. — IDEM, 1909, *Ebenda*, Bd. 27. — IDEM, 1912, *Ebenda*, Bd. 34. — IDEM, 1913 (*Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss.*, Abt. B, 8. Abh.) — IDEM, 1926, Die Physiologie des Kernes als Vererbungssubstanz. (*Handbuch d. norm. u. pathol. Physiologie*, Bd. 17.) — HERTWIG, O. und R., 1887, Ueber die Befruchtungs- und Teilungsvorgänge des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. (*Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. 37.)

— HINDERER, TH., 1914, Ueber die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluss von Kohlensäure. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 38.) — HIRSCHLER, J., 1918, Ueber den Golgischen Apparat embryonaler Zellen. (*Arch. mikr. Anat.*, Bd. 91.) — HOLTFRETER, JOH., 1935, Experimental erzeugte Chimären aus den Organanlagen von Frosch- und Molchkeimen. (*Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München*, Jahrg. 44.) — HÖRSTADIUS, SVEN, 1925, Temperaturanpassung bei den Eiern von *Paracentrotus lividus* Lk. (*Biologia Generalis*, Bd. 1.) — IDEM, 1927, Studien über die Determination bei *Paracentrotus lividus*. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 112.) — IDEM, 1928, Ueber die Determination des Keimes bei Echinodermen. (*Acta Zoologica*, Bd. 9.) — IDEM, 1931, Ueber die Potenzverteilung im Verlaufe der Eiachse bei *Paracentrotus lividus* Lk. (*Ark. f. Zool.*, Bd. 23.) — IDEM, 1932, Heterosperme Merogone mit Speziesmerkmalen. (Vorl. Mitt.) Naturwiss. 20. Jahrg. — IDEM, 1935, Ueber die Determination im Verlaufe der Eiachse bei Seeigeln. (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, vol. 14.) — HUXLEY, JULIAN, S. and DE BEER, G. R., 1934, The Elements of Experimental Embryology. Cambridge. — JACOBS, WERNER, 1927, Der Golgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme. (*Ergebn. d. Biol.*, Bd. 2.) — KOEHLER, O., 1912, Ueber die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifezustand der Eier. (*Arch. Zellforsch.*, Bd. 8.) — IDEM, 1914, Ueber die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden, insbesonders über den Einfluss des Reifegrades der Gameten auf die Vererbungsrichtung. (*Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B.*, Bd. 20.) — IDEM, 1916, Ueber die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. (*Z. ind. Abst. Vererb.*, Bd. 15.) — KROHN, 1853, Ueber einige niedere Thiere. (*Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med.*) — IDEM, 1853, Ueber die Larve des *Echinus brevispinosus*. (*Ibid.*) — IDEM, 1854, Beobachtungen über Echinodermenlarven. (*Ibid.*) — KÜHN, A., 1927, Die Pigmentierung von Habrobracon juglandis Ashmed, ihre Prädetermination und ihre Vererbung durch Gene und Plasmon. (*Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl.*) — LANDAUER, W., 1922. Ueber die Verschiebung der Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastardlarven unter dem Einfluss von Ammoniak. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 52.) — MARCUS, H., 1906, Ueber die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. (*Arch. Entw.-mech.*, 22.) — MICHAELIS, P., 1933, Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an Epilobium. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des Epilobium luteum-hirsutum-Bastardes. (*Z. ind. Abst. u. Vererb.*, Bd. 65.) — MORGAN, T. H., 1894, Experimental Studies on Echinoderm Eggs. (*Anat. Anz.*, Bd. 9.) — IDEM, 1895, The Fertilization of non-nucleated Fragments of Echinoderm Eggs. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 2.) — MORTENSEN, TH., 1913, Die Echiniden des Mittelmeeres. (*Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 21.) — IDEM, 1927, Handbook of the Echinoderms of the British Isles. — MÜLLER, JOH., 1852, Ueber Larven und die Metamorphose der Echinodermen. 4. Abhandlung. Ech, t. VI, 1-6.) — IDEM, 1855, Ueber die Gattungen der Seeigellarven. 7. Abhandlung. — NÜMANN, WILHELM, 1933, Untersuchungen der Skelette an Varianten, Bastarden und Chimären von regulären und irregulären Seeigeln (*Echinus miliaris, Echinus microtuberculatus, Echinocyamus pusillus, Echinocardium cordatum*). (*Z. ind. Abst. u. Vererb.*, Bd. 65.) — RAUBER, A., 1886, Personaltheil und Germinaltheil des Individuum. (*Zool. Anz.*, Bd. 9.) — RHOADES, MARCUS, M., 1933, The Cytoplasmic Inheritance of Male Sterility in Zea Mays. (*Journ. of Genetics*, vol. 27.) — SCHLEIP, W., 1929, Die Determination der Primitiventwicklung. Leipzig. — SEELIGER, OSWALD, 1894, Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 1.) — IDEM, 1896, Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 3.) — SHEARER, C., DE MORGAN, W. u. FUCHS, H. M., 1914, On the experimental hybridization of Echinoids. (*Phil. Trans. R. Soc. London*, sér. B, vol. 204.) — SIRKS, M. J., 1931, Beiträge zu einer genotypischen Analyse der

Ackerbohne *Vicia faba* L. (*Genetica*, Bd. 13.) — SPEMANN, H., 1906, Ueber eine neue Methode der embryonalen Transplantation. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, n° 16.) — IDEM, 1914, Ueber verzögerte Kernversorgung von Keimteilen. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, 24. Jahresvers. Freiburg.) — IDEM, 1919, Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. (*Naturwiss.* Jahrg. 7.) — STEINBRÜCK, HERBERT, 1902, Ueber die Bastardbildung bei *Strongylocentrotus lividus* (♂) und *Sphaerechinus granularis* (♀). (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 14.) — STURTEVANT, A., 1923, Inheritance of direction of coiling in *Lymnaea*. (*Science*, vol. 58.) — TAYLOR, C. V. u. TENNENT, D. H., 1924, Preliminary report on the development of egg fragments. (*Carnegie Inst. Year Book*, n° 23.) — TOYAMA, K., 1912, On certain characteristics of the Silk-worm which are apparently non-Mendelian. (*Biol. Cbl.*, 32.) — IDEM, 1913, Maternal Inheritance and Mendelism. (*Journal of Genetics*, vol. 2.) — UBISCH (VON), LEOPOLD, 1925, Entwicklungsphysiologische Studien an Seeigelkeimen. I. Teil. (*Zeit. wiss. Zool.*, Bd. 124.) — IDEM, 1931*a*, Ueber Keimblatt-Chimären. (*Verh. Deutsch. Zool. Ges.*) — IDEM, 1931*b*, Untersuchungen über Formbildung mit Hilfe experimentell erzeugter Keimblattchimären von Echinodermenlarven. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 124.) — IDEM, 1932*a*, (Idem, II. Teil. *Ebenda*, Bd. 126.) — IDEM, 1932*b*, (Idem, III. Teil *Ebenda*, Bd. 127.) — IDEM, 1933*a*, (Idem, IV. Teil. *Ebenda*, Bd. 129.) — IDEM, 1933*b*, (Idem, V. Teil. *Ebenda*, Bd. 129.) — IDEM, 1933*c*, Keimblattchimären. (*Naturwiss.* 21. Jahrg.) — IDEM, 1934*a*, Entwicklungsphysiologische Faktorenanalyse an Seeigelkeimen. (*Rev. suisse Zool.*, t. 41.) — IDEM, 1934*b*, Untersuchungen über Formbildung. VI. Teil. (*Roux' Arch. Entw.-mech.*, Bd. 131.) — VERNON, H. M., 1898, The Relations between the Hybrid and Parent Forms of Echinoid Larvae. (*Phil. Trans. R. Soc. London*, ser. B, vol. 190.) — IDEM, 1900, Cross fertilization among Echinoids. (*Arch. Entw.-mech.*, Bd. 9.) — WETTSTEIN (VON), FRITZ, 1927*a*, Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. (*Ergebn. d. Biol.*, Bd. 2.) — IDEM, 1927*b*, Ueber plasmatische Vererbung sowie Plama- und Genwirkung. (*Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl.*, Jahrg. 1926.) — IDEM, 1928, Ueber plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. (*Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 46.) — IDEM, 1930, Ueber plasmatische Vererbung, sowie Plasma- und Genwirkung, II. (*Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl.*) — WINKLER, H., 1901, Ueber Merogonie und Befruchtung. (*Jahrb. wiss. Bot.*, Bd. 36.)

DONNEES NOUVELLES
(ASTERIAS GLACIALIS, PHASCOLION STROMBI, RANA FUSCA)
ET
CONSIDERATIONS THEORIQUES SUR L'INERTIE DE L'ŒUF VIERGE

PAR

Albert DALCQ, Jean PASTEELS et Jean BRACHET (Bruxelles).

DIVISION DU TRAVAIL

Pages.

I. INTRODUCTION ... 882

II. DONNÉES NOUVELLES ... 885

1. Action de l'acide butyrique sur les œufs d'*Asterias glacialis* ... 886
   A) Les degrés de l'activation ... 886
   B) Le soulèvement de la membrane ... 887
2. Action de la solution hypertonique chez *Asterias glacialis* ... 888
   A) Le soulèvement de la membrane ... 888
   B) Action du cyanure ... 889
3. Action des solutions isotoniques à balance rompue sur l'œuf d'*Asterias glacialis* ... 890
   A) Caractères généraux ... 890
   B) Efficacité de la méthode ... 891
   C) Comparaison avec le traitement hypertonique ... 892
   D) Action du cyanure ... 893
   E) Soulèvement de la membrane ... 894
4. Action des solutions isotoniques à balance rompue sur les œufs de *Phascolion strombi* ... 894
5. Variations de la teneur des œufs vierges de *Rana fusca* en CO^2 libre ... 897

III. DISCUSSION ET SUGGESTIONS ... 901

IV. RÉSUMÉ ... 910

V. INDEX BIBLIOGRAPHIQUE ... 911

I. — INTRODUCTION

Depuis qu'en 1928 l'un de nous s'est efforcé de rassembler les données concernant les processus de mise en marche du développement chez les formes sexuées, nombreux sont les progrès accomplis dans ce domaine. Autant par les techniques cytologiques que par les méthodes biochimiques, le germe des Amphibiens, des Poissons, des Échinodermes, des Mollusques, des Vers, des Insectes a été l'objet de recherches multiples et fructueuses. Il ne saurait entrer ici dans nos intentions d'en dresser le bilan. Nous voudrions simplement, en hommage au grand biologiste qu'est M. Paul PELSENEER, y ajouter quelques données expérimentales recueillies par deux d'entre nous (J. P. et J. B.), les situer dans le cadre des courants d'idées actuels et les relier au point de vue exposé en 1928. Le livre auquel il vient d'être fait allusion défendait deux thèses originales :

1° Le rôle du noyau et spécialement du suc nucléaire dans l'acquisition de la dicentrie nécessaire à la mise en marche du développement;

2° L'unicité de la chaîne des réactions qui conduisent l'œuf vierge, soit à sa première division normale, soit aux manifestations variées de l'activation, les divers chaînons pouvant être affectés de façon différentielle par les éléments du milieu, particulièrement par les sels de l'eau de mer.

A la première de ces thèses, les recherches de ces dernières années sont venues apporter des éléments nouveaux d'appréciation. Du point de vue descriptif, les études de P. GRASSÉ et O. TUZET ont établi la complexité de l'appareil centrosomial du spermatozoïde, montré la fréquence, sinon la généralité, du centrosome apical de la spermie; elles ont par conséquent éveillé quelque scepticisme quant à l'origine non centrosomiale de l'aster spermatique dans la fameuse expérience où F. R. LILLIE brisait par centrifugation la tête du spermatozoïde de *Nereis*. Expérimentalement, l'admirable étude des divers types de segmentation de l'œuf du Ver à soie a permis à E. BATAILLON et TCHOU SU de démontrer la valeur biologique indubitable du grain centrosomial apporté par le spermatozoïde. Non pas que cet organite soit indispensable à la réalisation des mitoses; mais, en son absence, il semble que la cellularisation ne puisse aboutir à l'embryogénèse; il reste toutefois à voir si le centrosome est effectivement reformé dans les cas de parthénogénèse complète signalés récemment. Et, d'autre part, comme le montre la polyspermie de ces mêmes œufs de *Bombyx*, leur centrosome a une telle puissance de cytodiérèse qu'il doit être lesté d'un noyau diploïde; en combinaison haploïde, il abandonne le noyau et réalise de nombreuses divisions purement plasmatiques. Il n'est donc pas seulement un « levain de gel », suivant l'expression de BATAILLON; c'est aussi, du moins nous le semble-t-il, un élément favorisant la résorption du vitellus, idée

connexe de cette intervention morphogénétique du plasma vitellin récemment dégagée par F. Seidel (1932).

Chez l'Oursin aussi, on aperçoit à présent une action favorable du centrosome spermatique sur le développement larvaire. Cette activité est bien mise en lumière par cette curieuse expérience où Bataillon et Tchou Su fécondent des œufs intoxiqués par l'acide carbonique : l'élimination du pronucléus femelle, résorbé dans le cytoplasme, permet une androgénèse qui s'accomplit sans accroc, bien que la membrane ne se soit pas soulevée; l'absence de réaction corticale, situation si généralement funeste chez l'Oursin, est donc compensée par l'adjonction du centrosome inoculé.

Cette influence d'ordre général du centrosome spermatique sur l'ontogénèse donne un regain d'actualité au problème de la fonction du centrosome dans la caryocinèse et la cytodiérèse. On ne peut nier qu'il se révèle parfois comme le véritable organite directeur de la mitose. Cette action autonome s'observe largement dans les territoires mâles des œufs polyspermiques du *Bombyx*; mais il s'agit d'une division un peu spéciale, simple étirement de l'îlot de plasma hyalin au sein de la masse vitelline : plasmodiérèse, au sens strict, plutôt que cytodiérèse. Le phénomène typique est davantage celui que Fankhauser a décrit chez le Triton et Tchou Su chez le Crapaud. Pendant quelques cycles au moins, le centrosome peut suffire à la division intégrale : la dissociation des rouages cellulaires paraît radicale, du moins entre les chromosomes et tout le reste du corps cellulaire (1).

Il en va tout autrement dans les expériences réalisées, durant cette même période, par l'un de nous (A. D.). Sur l'œuf de Grenouille, trois dispositifs distincts, combinant l'intoxication du sperme par la trypaflavine, la lésion mécanique du fuseau ovulaire, l'irradiation conjuguée du spermatozoïde et de l'œuf, concourent à faire ressortir la subordination de l'activité centrosomiale et cytodiérétique au chimisme nucléaire : même déjà privée de son pouvoir d'autosynthèse et de division, la chromatine exerce encore un effet dynamique sur les radiations; elle accroît la puissance du gel; elle lui permet d'amorcer le sillon et la rétraction membranogène du diastème.

Entre ces diverses observations il n'y a contradiction ni dans les faits, ni dans les déductions. Les cinèses achromatiques et les chaînes caténaires de l'œuf de Grenouille se passent dans un matériel soumis préalablement à des actions chimiques ou physiques dépressives; les diverses images attestant l'autonomie proviennent, au contraire, d'œufs intacts, sinon normaux, de même que les preuves d'activité biologique du centrosome sont tirées, par Bataillon, de sper-

(1) Un exemple plus poussé encore de clivage en l'absence de noyau vient d'être signalé par Mrs. G. B. Harvey (1935) dans les fragments non nucléés d'œufs d'Oursin soumis à une ultracentrifugation; sous l'influence d'un traitement parthénogénésique, un clivage s'amorce qui peut aller jusqu'à des blastules non nageantes; nous ne savons encore quel est l'aspect cytologique de ces divisions.

mies en pleine vitalité. La conciliation est aisée. Dès les premiers stades de l'ontogénèse, aussi bien que plus tard, les cellules et le germe entier préparent en abondance les diverses substances actives. Cette précession de l'élaboration sur l'utilisation crée des réserves qui permettent une activité autonome plus ou moins prolongée. L'intervention d'agents dépresseurs ralentit, au contraire, tout ce travail et met en évidence des corrélations qui nous échapperaient autrement (1).

Non moins délicate est la question de l'unicité ou de la dualité pour la série des réactions qui se déroulent dans l'œuf pendant son éveil. En 1928, c'est en faveur de l'unicité que se prononçait l'un de nous : « Avec R. S. LILLIE, écrivait-il, je conçois l'activation d'un œuf donné, quelle que soit la forme qu'elle revêt, comme un processus unitaire, une chaîne de réactions qui se déroule jusqu'à son état final, abortif ou progressif ». Soulignons tout d'abord que le point en discussion n'est pas l'unicité du traitement, mais celle des processus internes. Comme l'a bien montré BATAILLON, un traitement aussi simple que le passage dans l'eau de mer hypertonique, sur lequel F. E. JUST a insisté en 1922, implique en réalité l'intervention simultanée de 2 agents distincts : l'hypertonie et l'alcalinité; de même, dans le traitement des œufs d'Astérie par un mélange de sels, chacun des cations exerce son influence spécifique (DALCQ, 1924). Il ne saurait, d'autre part, être question de diminuer l'importance de la dissociation analytique si bien établie entre l'activation *sensu stricto*, simple éveil de l'œuf conduisant au cycle monastérien, et la mise en marche de la segmentation, impliquant à la fois l'éveil et l'acquisition de la dicentrie.

C'est sur cette base que BATAILLON se déclare ferme tenant de la thèse dualiste : « Notre point de vue, écrit-il, est donc celui des changements provoqués sur l'œuf au départ, celui des deux états différents qui mènent, soit au monaster, soit à l'amphiaster » (1929, p. 768). Il s'agit de savoir, comme il le précise, si les deux processus diffèrent qualitativement ou seulement quantitativement. Et pour l'éminent embryologiste, la différence est qualitative, le dualisme est foncier.

En 1928, R. S. LILLIE était, d'après ses observations sur l'Astérie, partisan de l'unicité. Depuis lors, ses nouvelles recherches sur le même matériel l'ont, au contraire, amené à développer une thèse dualiste. Il relève en effet une opposition entre l'action de la solution hypertonique, d'une part, celle des acides ou de la chaleur, d'autre part. Le premier traitement devient inefficace en présence de cyanure ou en anaérobiose; le second n'est pas entravé, mais plutôt favorisé dans ces conditions. D'où l'hypothèse que la parthénogénèse serait liée à la production d'une « substance activante » par la combinaison de deux corps distincts; l'un serait formé anaérobiquement, vraisemblablement par hydrolyse, sous l'influence de l'acidification; l'autre le serait, au contraire, aérobiquement,

(1) Pour une discussion détaillée de ces faits, voir aussi DALCQ et SIMON (1932).

grâce à la déshydratation du cytoplasme (1). L'activation spontanée, si fréquente chez l'Étoile de Mer, indiquerait que ces deux corps sont déjà présents en petite quantité; dès lors, le renforcement d'un de ces constituants, par l'application de l'un ou l'autre traitement, favoriserait, du fait de sa concentration accrue, sa combinaison avec l'autre, et la substance activante atteindrait le seuil nécessaire au développement.

C'est donc là une théorie nettement dualiste et qui concerne, sous le nom d'activation, la mise en marche du développement, car l'auteur base ses appréciations sur les pourcentages de blastules nageantes et ne tient compte que des œufs segmentés et capables de poursuivre leur évolution. Laquelle des deux substances envisagées par LILLIE serait liée à l'activation simple, laquelle à l'acquisition de l'amphiaster? Chez l'Astérie, rien ne l'indique; en transposant à l'Oursin, on verrait dans le traitement par l'acide butyrique le processus anaérobique, générateur du monaster, dans le traitement hypertonique, le processus aérobique, régulateur. Mais nous ne pouvons que le suggérer, car nous butons immédiatement à la difficulté soulevée par le procédé de BATAILLON, où l'œuf d'Oursin est uniquement traité par la solution hypertonique additionnée de cyanure : « L'opération, dans son ensemble, prouve que le cyanure joue un rôle dans le processus membranogène. Mais la beauté exceptionnelle du cycle des divisions rappelle ce qu'a écrit LOEB de la correction par KCN seul, dans sa parthénogénèse à deux temps. Et on peut se demander si, dans cette régulation où interviennent deux éléments, le cyanure n'exerce pas une action *prépondérante* (favorisée par l'hypertonie) » (1929, p. 769) (2).

Le problème qui se pose est donc loin d'être simple. Aussi, estimons-nous que pour trouver le plus sûrement la voie qui permettra de le résoudre, il faut tenir compte de tous les faits, de toutes les réactions que montre l'œuf vierge, activé ou fécondé. Il nous paraît donc utile à la fois de faire connaître une série d'observations nouvelles et d'énoncer certaines remarques purement théoriques qui ne nous paraissent pas dénuées de valeur explicative.

II. — DONNÉES NOUVELLES

Les observations et expériences qui vont être exposées ici ont été réalisées en partie au laboratoire d'Embryologie de la Faculté de Médecine de l'Université de Bruxelles, en partie à la station biologique de Concarneau. Le séjour qu'y fit l'un de nous (J. P.) au printemps 1932 avait été rendu possible par un subside de la Fondation AGATHON DE POTTER. Que la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique veuille bien trouver ici l'expression de notre

(1) Ou, à notre point de vue, par la modification de sa teneur en sels.

(2) A la concentration ici utilisée, le cyanure n'est plus, dans l'œuf vierge d'Oursin, inhibiteur des oxydations, mais bien accélateur, comme l'a montré ORSTRÖM (1932).

reconnaissance. Nous adressons également tous nos remerciements à M. LEGENDRE, Directeur du Laboratoire de Zoologie et de Physiologie maritime, pour l'obligeance qu'il a mise à faciliter nos recherches. Celles-ci sont malheureusement encore fort incomplètes. La progression tentée dans diverses directions, dans l'espoir de mettre à l'épreuve les conceptions régnantes de l'activation, n'a pas toujours pu être poussée à fond. Les résultats acquis restent, de plus, souvent fragmentaires; ils n'en ont pas moins leur intérêt actuel. Nous les grouperons sous les titres 1 à 4.

La 5e partie exposera les données de quelques mesures de métabolisme effectuées sur l'œuf de Grenouille (J. B.) à l'aide de l'appareil de WARBURG, mis à la disposition de notre laboratoire par le Fonds National de la Recherche Scientifique.

1. — ACTION DE L'ACIDE BUTYRIQUE SUR LES ŒUFS D'«ASTERIAS GLACIALIS »

a) Les degrés de l'activation.

Dans la technique employée par R. S. LILLIE au cours de ses recherches, l'efficacité d'un traitement parthénogénésique, et notamment de l'acide butyrique, est appréciée d'après le nombre de blastules nageantes. Cela conduit à négliger totalement les cas d'activation sans division. Or, deux investigations récentes, celle de BATAILLON et de TCHOU SU (1930) et celle de TYLER (1931), insistent avec raison sur le fait, aperçu depuis longtemps, que le clivage traduit un optimum d'action compris entre deux zones moins favorables. Tant chez l'Oursin que chez *Urechis*, le comportement cytologique et les réactions des œufs sous-activés et sus-activés sont sensiblement les mêmes, à tel point que TYLER a pu, chez *Urechis*, reprendre les œufs suractivés restés inertes, les féconder et obtenir un développement normal.

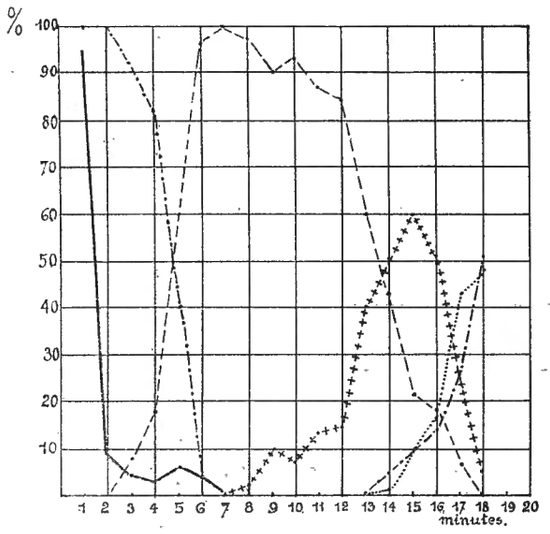


FIG. 1. — *Asterias glacialis.* — Action de l'acide butyrique en fonction du temps d'exposition. En abcisses, minutes; en ordonnées, %. Trait plein : soulèvement de membranes; tirets et points : monasters; tirets : blastules; croix : œufs insegmentés plurinucléés; pointillé : œufs inertes.

Il en est de même chez l'Astérie. C'est déjà ce que faisait prévoir l'allure de la courbe des segmentations que R. S. LILLIE obtient par l'acide butyrique. Elle a la forme d'une cloche, mais il importe de remarquer qu'elle ne traduit que partiellement les résultats. Plaçons

des œufs d'*Asterias glacialis* entrés en maturation dans l'eau de mer butyrique M/200 pendant des temps variant de 1 à 18 minutes et reportons-les de minute en minute dans l'eau de mer. Le résultat global est traduit par la figure 1. Les temps d'exposition courts provoquent le soulèvement de la membrane (trait plein), puis l'évolution vers le monaster (points et tirets). A partir de 4 minutes d'exposition on voit apparaître les segmentations, formant un vaste clocher. Du moment que le séjour dépasse 8 minutes, une part de plus en plus considérable des œufs montre des caryocinèses sans cytodiérèse (ligne de croix). A partir de 13 minutes, la réaction est triple : segmentations, multiplications nucléaires simples et de nouveaux monasters. Avec des temps plus longs encore, on ne trouve plus que des monasters et des œufs inertes. Aussi, l'absence de segmentation peut aussi bien caractériser les œufs suractivés que les sous-activés. On remarquera de plus la transition tout à fait graduelle entre les trois types de réaction. C'est donc une grave lacune de recherches de LILLIE que de n'avoir pas tenu compte des manifestations d'activité graduées.

b) Le soulèvement de la membrane.

Nous venons de signaler dans les premiers lots de cette expérience un soulèvement de membrane d'abord général, puis rapidement limité à une faible portion des œufs. L'effet membranogène de l'acide butyrique est donc bien distinct, dans cette ponte, de celui qui provoque les divers types d'activation. Ce fait mérite qu'on s'y arrête, en raison de l'importance que BATAILLON attache

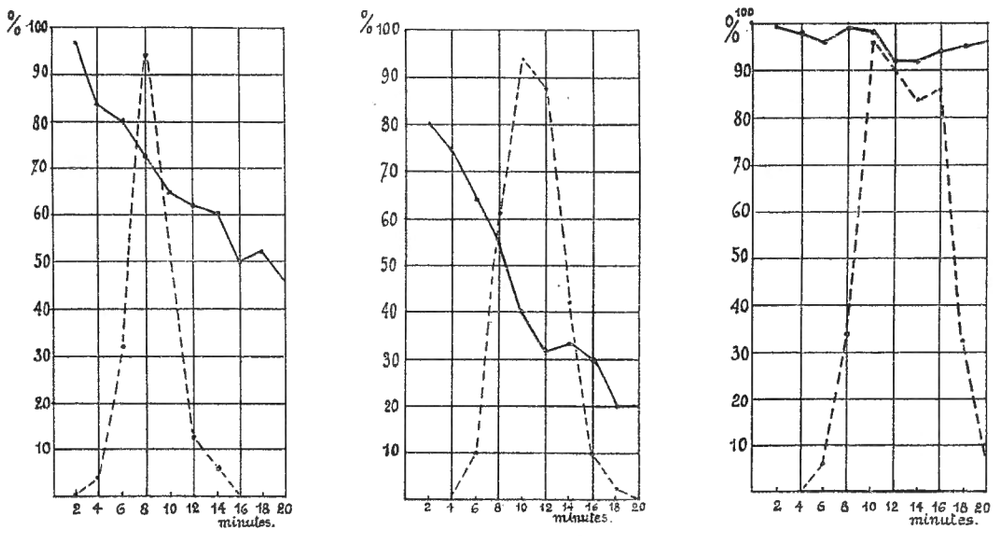


FIG. 2, 3 et 4. — *Asterias glacialis*. — Action de l'eau de mer butyrique en fonction du temps d'exposition. En abcisses, minutes. En ordonnées, %. Trait plein : soulèvements de membrane; tirets : blastules.

à ce soulèvement de la membrane, témoignage, à ses yeux, d'une épuration indispensable ou tout au moins bienfaisante. Or, chez l'Astérie, rien n'est plus variable que la relation entre l'état de la membrane et la segmentation parthénogénésique. Voici trois expériences, portant sur trois autres pontes, et dans lesquelles, après action de la même solution butyrique (M/200 dans l'eau de mer), les reports ont été faits de 2 en 2 minutes dans l'eau de mer. On a dénombré les œufs ayant soulevé la membrane (trait plein) et ceux qui ont formé des blastules (tirets). Dans le cas de la figure 3, la réaction membranogène décroît avec la durée de l'exposition à l'acide, tandis que la segmentation a son maximum vers les temps moyens.

L'allure est la même dans l'expérience traduite par la figure 2; les œufs ont été plus sensibles à l'acide; la courbe des membranes a une pente plus douce; celle des clivages forme un clocher plus aigu, qui répond à des séjours dans le milieu butyrique plus brefs que dans l'expérience précédente. Chez une troisième ponte étudiée le même jour, la sensibilité est plus grande encore; tous les œufs ou presque soulèvent une membrane dans tous les lots; on en a cependant un peu moins dans les lots moyens qui précisément fournissent le plus grand nombre de clivages (fig. 4).

Ces quatre exemples nous paraissent suffisants pour affirmer que chez l'œuf d'Astérie soumis à l'acide butyrique il n'existe pas de relation constante entre la réaction membranogène de l'œuf vierge et les modalités de l'activité mitotique. Il n'y a de coïncidence régulière ni entre le soulèvement de la membrane et la division, ni entre ce soulèvement et le monaster. L'expulsion des fluides qui forment le périvitellin ne paraît ni nécessaire, ni favorable, ni nuisible aux premières phases du développement. On a invinciblement l'impression que l'acide butyrique touche dans ce cas deux ordres de processus entièrement distincts.

2. — ACTION DE LA SOLUTION HYPERTONIQUE CHEZ « ASTERIAS GLACIALIS »

Une longue série d'essais a été faite pour apprécier l'efficacité du traitement par l'eau de mer hypertonique des oocytes entrés en maturation. Ils ne sont intéressants qu'à deux points de vue.

a) Le soulèvement de la membrane.

Le soulèvement de la membrane s'y est montré tout aussi variable que dans la méthode précédente et ne retentit pas plus sur l'évolution cytologique. Dans l'ensemble, la réaction membranogène est apparue comme liée surtout au degré de maturité de l'œuf; chaque fois que l'on opère sur une Astérie expulsant spontanément ses œufs et par conséquent vraiment mûre, la membranogénèse est générale, sans que cela préjuge en rien de la réaction parthénogénésique.

b) L'action du cyanure.

C'est sur le rôle inhibant de ce corps à l'égard de la solution hypertonique que repose essentiellement la théorie de R. S. LILLIE. Placés dans la solution hypertonique en présence de cyanure ou en l'absence d'oxygène (eau de mer simplement bouillie), les œufs d'*Asterias forbesii* ne donnent qu'une activation faible. Placés d'abord dans le cyanure, puis dans une solution hypertonique cyanurée, ils ne montrent plus au retour à l'eau de mer aucun indice d'activité. Mais, à notre sens, une autre interprétation est possible : il est légitime de penser que l'anaérobiose entraîne l'apparition dans le cytoplasme de certains acides, qui agissent alors à la façon de l'acide butyrique. Contrairement à ce que pense LILLIE, l'œuf ne serait dès lors pas soustrait à l'influence activatrice, mais au contraire à une double action, conduisant sûrement à la suractivation et à l'inertie.

De nombreux essais ont été tentés pour discerner si le cyanure est vraiment inhibiteur des effets activants de la solution hypertonique. Ils ont consisté à placer simultanément des œufs dans la solution hypertonique simple (10 cc. eau de mer + 4 cc. Na Cl M) et dans la même solution additionnée de KCN, de façon à atteindre une concentration M/1000. Des échantillons de ces œufs étaient prélevés de demi-heure en demi-heure et reportés dans l'eau de mer. L'effet défavorable signalé par LILLIE est indubitable, mais les résultats tendent plutôt à indiquer qu'il s'agit d'une suractivation. Voici, sous ce rapport, un protocole assez typique; les résultats sont notés après 24 heures.

Moment du report.	SOLUTION AGISSANTE	
	Eau de mer hypertonique.	Eau de mer hypertonique et cyanurée.
½ h.	Lobulations et cytolyses.	Lobulations et cytolyses.
1 h.	5 à 10 % de blastules.	10 % de blastules.
1½ h.	25 à 50 % de blastules.	Rares blastules.
2 h.	20 à 25 % de blastules.	Très rares blastules.
2½ h.	5 % de blastules.	Pas de blastules.
3 h.	Blastules très rares.	Cytolyse généralisée.
3½ h.	Blastules très rares.	Cytolyse généralisée.

Ces données peuvent évidemment paraître conformes aux vues de LILLIE. Mais on peut aussi remarquer : 1° que si le cyanure inhibe vraiment l'effet de la solution hypertonique, il est singulier qu'après une heure de contact avec les œufs cet effet ne soit pas encore radical et permette encore 10 % de développements ; 2° que les faits s'interprètent aussi bien par une suractivation;

3° qu'il serait vraiment étonnant que le même traitement soit chez l'Oursin merveilleusement parthénogénésique et chez l'Astérie tout à fait défavorable. La question reste donc entièrement ouverte.

3. — ACTION DES SOLUTIONS ISOTONIQUES À BALANCE ROMPUE SUR L'ŒUF D'« ASTERIAS GLACIALIS »

a) Caractères généraux.

Par une étude méthodique de la physiologie de la maturation, l'un de nous (A. D.) a été conduit à trouver, en **1924**, un procédé de parthénogénèse consistant à placer des oocytes de l'Astérie dans un mélange convenable de chlorures isotoniques à l'eau de mer et de même pH. La maturation et la segmentation se déroulent dans ce milieu. Un report à l'eau de mer au moment opportun est naturellement favorable pour la suite du développement. Les solutions efficaces sont des mélanges de quatre chlorures où le $CaCl_2$ prédomine notablement, les proportions des autres devant être adaptées, par tâtonnement, à la sensibilité de chacune des pontes. On constate en effet que si l'on répartit les œufs d'une même femelle dans une série de solutions riches en Ca^{++} et différant par leur teneur en Mg^{++}, Na^{+}, K^{+}, les œufs montrent dans chacune d'elles un tableau d'activité nettement caractéristique. Bien entendu, la réaction n'est jamais entièrement homogène; on trouve côte à côte des œufs inertes où le pronucleus s'est simplement reconstitué après une maturation généralement atypique, des œufs présentant l'étranglement équatorial décrit sous le nom d'autotomie végétative, des œufs à monaster, des œufs à cinèse purement nucléaire, des œufs qui combinent la cinèse avec l'autotomie végétative, enfin des segmentations typiques. Cette hétérogénéité peut être légitimement attribuée à l'âge individuel des œufs, facteur dont l'importance a été clairement affirmée à propos de ces recherches, et dont l'influence se retrouve chaque fois que l'on scrute de près les réactions d'un matériel en apparence homogène; les observations récentes d'ELSTER (1935) sur les conditions de la fécondation chez l'Oursin sont à ce point de vue très démonstratives. Chez l'Astérie, la variété des réactions observées dans ces solutions salines n'empêche pas de constater leur décalage vers l'un ou l'autre type dans les divers milieux. Déjà apparent à l'examen des cultures vivantes, l'effet de chaque combinaison a été dégagé par l'étude des échantillons fixés, avec la conclusion que voici : « En présence d'une quantité constante de Ca^{++}, Na^{+} et Mg^{++} sont tous deux capables d'éveiller le métabolisme ovulaire, ou plutôt d'éviter à l'œuf sa période d'inertie. Mais il existe entre eux deux différences fondamentales... D'abord, Na^{+} excite davantage les déformations amiboïdes du cortex, Mg^{++} développe surtout l'activité nucléo-astérienne; ensuite, tandis qu'*avec* Na^{+} *la réaction se limite le plus souvent à l'activation proprement dite, avec son cycle monastérien,* Mg^{++} *apporte d'emblée la dicentrie du gel astérien.* Ainsi, les deux grandes modalités de la mise en marche des fonctions ovulaires

reconnaissant dans ce cas un déterminisme véritablement chimique. Quant au K^+, il n'apparaît pas qu'il ait, en présence de Ca^{++}, une vertu activante intrinsèque. Il semble qu'il borne ses effets à ralentir les processus corticaux et profonds que tendent à précipiter Na^+ et Mg^{++}. Par ce rôle frénateur, il harmonise l'essor de la caryodiérèse typique. » (DALCQ, 1928, p. 204.)

b) Efficacité de la méthode.

De ces constatations on pouvait déduire qu'il existe pour chaque œuf d'Astérie un temps de traitement par le mélange isotonique qui assure la segmentation. C'est ce que nous ont montré de nouvelles expériences.

1° Les oocytes sont placés dans le mélange de 32cc $CaCl_2$ + 4cc $MgCl_2$ + 2 gouttes de NaCl et reportés de 30 en 30 minutes dans l'eau de mer. Le dénombrement des blastules donne la courbe reportée sur la figure 5. La montée est lente : 2 heures de traitement sont nécessaires pour obtenir 10 % de développement; une progression régulière conduit, pour 4 h. ½ de traitement, à un maximum de 83 %; un séjour plus long est, au contraire, défavorable.

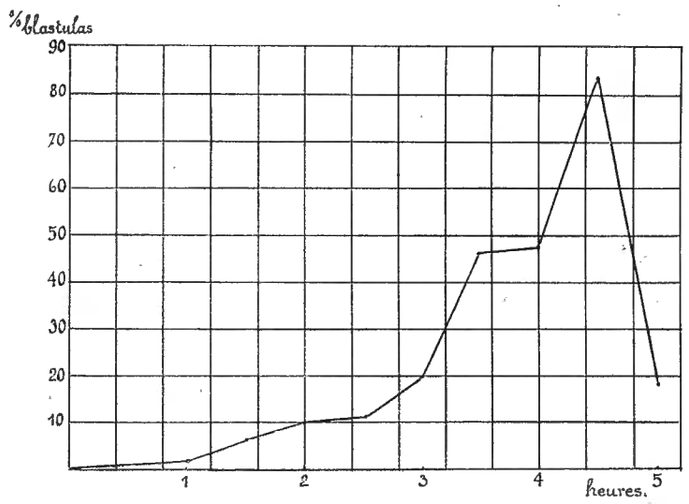


FIG. 5. — *Asterias glacialis*. — Action d'une solution activante isotonique (32 cc. $CaCl_2$ + 4 cc. $MgCl_2$ + 2 gouttes NaCl) en fonction du temps d'exposition. En ordonnées, % de blastules; en abcisses, heures.

2° Les oocytes d'une autre Astérie sont placés dans le mélange : 32cc $CaCl_2$ + 6cc $MgCl_2$ + 4cc d'eau de mer, et reportés dans l'eau de mer de 30 en 30 minutes. Deux heures de séjour procurent de nouveau 10 % de développement. L'ascension est remarquablement régulière; un maximum de 80 % est atteint pour 3 h. ½ de traitement et est suivi d'une chute progressive (fig. 6).

3° Le résultat peut être encore amélioré si l'on peut soumettre d'abord les œufs d'une Astérie à une série d'essais qui dégagent la composition la plus favorable du mélange, pour utiliser ensuite celle-ci avec des reports successifs. Ayant ainsi choisi la solution : 32cc $CaCl_2$ + 7cc $MgCl_2$ + 1cc KCl + 7 gouttes NaCl, un traitement de 4 heures conduit, sans

aucun soulèvement de membrane, à une segmentation pratiquement générale; le lendemain, la culture compte 94 % de blastules, la plupart d'apparence saine et normale; elles gastrulent le surlendemain, et au quatrième jour ce sont des *bipennariae* nageantes, très actives.

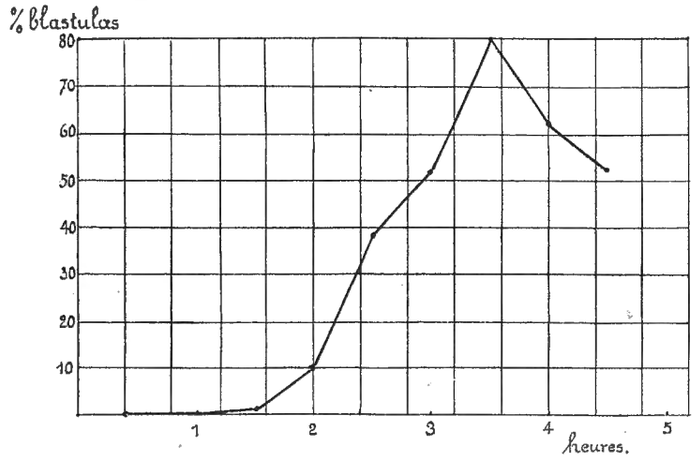


FIG. 6. — *Asterias glacialis.* Action d'une solution activante isotonique (32 cc. $CaCl_2$ + 6 cc. $MgCl_2$ + 4 cc. eau de mer) en fonction du temps d'exposition. En ordonnées, % de blastules; en abcisses, heures.

Si l'on tient compte de l'hétérogénéité inévitable causée par les légères différences d'âge entre les oocytes, on peut affirmer que la parthénogénèse est liée à la réalisation d'une certaine concentration ionique dans le cytoplasme. Rien ne nous permet évidemment de définir davantage cette condition; le remaniement porte sans doute autant sur les anions que sur les cations; la forte concentration en Calcium extérieur implique probablement un enrichissement pour ce cation; le sens des autres échanges devrait être déterminé (1).

c) Comparaison avec le traitement hypertonique.

Le séjour dans l'eau de mer enrichie en NaCl agit à la fois par déshydratation et par l'introduction d'un déséquilibre ionique tout aussi difficile à prévoir que dans le cas précédent. C'est à la déshydratation que LILLIE a accordé la plus grande importance. Mais lorsqu'il a examiné si, comme cela découlait

(1) En reprenant ces recherches, une de nos principales préoccupations était de prolonger l'analyse de l'action spécifique des cations ébauchée par l'un de nous. Les résultats ci-dessus montrent que c'est là chose peu réalisable. Il faut, pour cela, rencontrer des pontes pour lesquelles le temps optimum d'activation est exceptionnellement long, de sorte que les segmentations peuvent apparaître dans le milieu sans retour à l'eau de mer, et la chose est trop rare que pour permettre une étude vraiment méthodique. Il n'en est que plus heureux que l'on ait pu, dans quelques cas, recueillir les documents qui établissent de façon si nette cette action spécifique des divers chlorures.

de sa thèse, l'hypotonie inhibait l'activation, il n'a rien trouvé de semblable (1934). Au contraire, il est connu que le séjour dans l'eau de mer diluée favorise parfois l'action ultérieure de la solution hypertonique (DALCQ, 1924, p. 614) (1). Le déséquilibre ionique joue donc son rôle, soit qu'il s'agisse d'un enrichissement par le Na++ ou de la perméabilisation du cytoplasme aux autres éléments, avec toutes les migrations convenables dans l'un ou l'autre sens. Ces échanges peuvent-ils avoir un résultat aussi favorable que ceux réalisés dans les mélanges isotoniques?

Une étude attentive révèle qu'il n'en est rien. A diverses reprises, des œufs ont été placés dans le mélange optimal 100cc d'eau de mer + 22cc NaClM et reportés à l'eau de mer de 10 en 10 minutes. Le dénombrement des blastules donne des courbes analogues à celle de la figure 7. Dans ce cas, le maximum est fourni par le lot traité durant 70 minutes et ne dépasse pas 48 % de blastules, pour la plupart compactes. Malgré des essais répétés, jamais aucun lot n'a atteint plus de 60 % de développement.

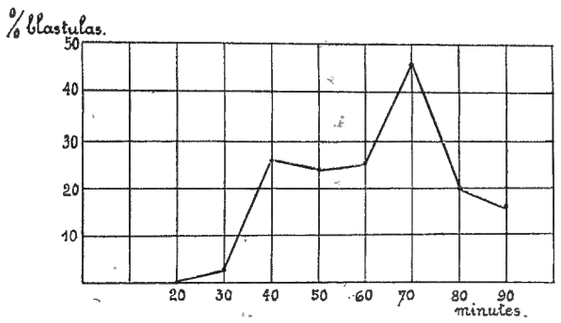


FIG. 7. — *Asterias glacialis*. — Action d'une solution hypertonique (100 cc. eau de mer + 22 cc. NaCl M.) en fonction du temps d'exposition. En abcisses, minutes; en ordonnées, % de blastules.

La solution hypertonique agit donc en un temps plus court que les mélanges isotoniques. Mais son efficacité reste nettement inférieure, et presque toujours le tableau cytologique imite celui que donnent les mélanges isotoniques mal dosés : ce sont des formes mineures de la parthénogénèse, mitoses monastériennes, multiplication nucléaire sans plasmodiérèse, lobulations plasmatiques plus ou moins dissociées de l'activité nucléaire. Au total, sans qu'il soit possible d'être absolument formel, l'impression dominante de ces recherches est que les deux méthodes provoquent la parthénogénèse par des modifications cytoplasmiques identiques ou très semblables; mais le traitement hypertonique est plus aléatoire, parce que moins direct et plus difficile à régler.

d) Action du cyanure.

Si l'assimilation qui vient d'être indiquée est légitime, il importe de savoir dans quelle mesure le cyanure affecte le traitement par le mélange isotonique. La plupart des expériences sont restées peu décisives. L'une d'elles apporte des résultats intéressants résumés par le tableau suivant, dans lequel sont portés en

(1) Chez l'Échiurien *Urechis*, TYLER (1931) obtient aisément la parthénogénèse par la simple dilution de l'eau de mer.

tête les milieux où ont été placés les oocytes, à gauche les temps de report dans l'eau de mer normale.

	Eau de mer cyanurée M/1000.	$CaCl_2$ 8 c. c. + $MgCl_2$ 1 c. c. + eau de mer 1 c. c.	Même milieu cyanuré M/1000.
1 h.	Cytolyses, quelques lobulations.	Cytolyses, lobulations, 2 à 3 % de blastules.	25 % de blastules.
2 h.	Id.	5 à 10 % de blastules.	40 % de blastules.
3 h.	Id. mais lobulations plus nombreuses.	65 à 70 % de blastules.	65 à 70 % de blastules.
4 h.	Cytolyses rares, lobulations très nombreuses.	70 % de blastules.	70 % de blastules.

Dans cette ponte, tout au moins, le cyanure seul provoque donc une activation purement monastérienne, ainsi que le montrent cytologiquement les œufs à lobulations. En combinaison avec le mélange calcique, il en favorise nettement l'action. Que cela soit exceptionnel ou non, une inhibition par le cyanure, si même on pouvait la mettre autrement en évidence, ne serait en tous cas pas générale.

e) Le soulèvement de la membrane.

Cette réaction reste aussi variable que dans les autres procédés. Ici encore, elle apparaît liée au degré de maturité des œufs. Nous signalions plus haut une parthénogénèse des plus réussies en l'absence de tout soulèvement de membrane. Opposons-y une autre expérience, dans laquelle des œufs utilisés avaient été émis par un animal auquel un bras venait d'être enlevé. Placés dans un mélange du type habituel, tous ont soulevé une membrane; ils ont ensuite donné à la fois des monasters et des segmentations. Ici encore, le soulèvement de la membrane paraît le plus aisé chez les œufs qui sont dans un état de maturité complète ou presque, sans que cela signifie une aptitude particulière à la parthénogénèse.

4. — ACTION DES SOLUTIONS ISOTONIQUES À BALANCE ROMPUE SUR LES ŒUFS DE « PHASCOLION STROMBI »

L'intérêt qui s'attache indéniablement, à divers points de vue, à la parthénogénèse par simple rupture de la balance des sels de l'eau de mer rend désirable une exploration systématique des effets de ce milieu sur de nombreux œufs marins. Ce travail est à peine ébauché. On sait depuis longtemps que les œufs des Annélides se laissent facilement activer par l'adjonction à l'eau de mer de KCl ou de

$CaCl_2$, ainsi que l'ont établi les recherches de J. Loeb, Fischer, Treadwell, Scott sur les œufs de *Choetopterus*, *Amphitrite*, *Podarke* (1); mais ces travaux, déjà anciens, n'ont pas étudié systématiquement les conditions de l'activation. En 1928, Hobson a placé les œufs de l'Échiurien *Thalassema* dans des mélanges variés de chlorures isotoniques et mis en évidence le rôle activant du Calcium; cet auteur a malheureusement confondu, dans ses relevés d'œufs activés, toutes les manifestations d'éveil, y compris l'entrée en maturation, et s'est abstenu de toute étude cytologique, de sorte que sa contribution ne peut guère être comparée fructueusement aux données recueillies antérieurement chez l'Astérie. Chez la Pholade, *Barnea candida*, nous avons employé les mélanges les plus variés sans le moindre succès; mais cet échec n'a pas grande portée, car ni l'acide butyrique, ni la solution hypertonique n'ont été plus efficaces.

En étudiant chez *Phascolion Strombi* le déterminisme de l'entrée en maturation, qui obéit principalement à l'action de $CaCl_2$ et accessoirement de KCl (Pasteels, 1935), il est apparu que les mélanges de chlorures isotoniques suscitent également diverses manifestations d'activité. L'agent essentiel en est encore une fois le Calcium, mais il est nécessaire d'y combiner le Magnésium. L'activation par les mélanges $CaCl_2$—$MgCl_2$ revêt des aspects extrêmement curieux. Les œufs sont encore pourvus de leur vésicule germinative quand on les place dans les solutions où ils entrent en maturation. A ce moment, quelques irradiations diffuses entourent le noyau et le déprime d'un côté (fig. 8*a*); bientôt la membrane se désagrège et les chromosomes flottent, plus ou moins épars, sans que l'on distingue cependant de fuseau (fig. 8*b*). Les asters s'étendent alors démesurément, souvent en une seule masse, parfois en deux (fig. 8*d*); mais même dans ces cas, l'absence de fuseau et l'éparpillement des chromosomes autour de ces irradiations les caractérisent en tant que monasters. Dans quelques œufs, nous avons relevé des images combinées d'amphiaster et de monaster évoquant les aspects décrits par Bataillon et Tchou Su (1930) dans les œufs d'Oursin sous-activés ou suractivés; la figure 8*c* montre ainsi, au bord d'un vaste monaster dont les fibres emprisonnent quelques chromosomes, un petit fuseau en tonnelet avec chromosomes en anaphase. Au bout de quelque temps, toutes ces structures astériennes régressent. Mais avant que les chromosomes aient pu reconstituer un noyau, de nouvelles irradiations surgissent et amorcent un second cycle en tout semblable au premier. L'activité nucléaire connaît ensuite une phase de repos mitotique. Trois ou quatre noyaux se reconstituent, se rapprochent plus ou moins et émigrent vers un pôle de l'œuf, où ils se trouvent dans un cytoplasme dense et grenu (fig. 8*e*), qui se voyait d'ailleurs déjà aux stades antérieurs, mais entourait alors les figures mitotiques, tandis qu'il s'étale maintenant à la surface de l'œuf. Il est clair que ces noyaux migrateurs sont des pronucléi, et, soit dit en passant, il est intéressant de noter que les

(1) Cf. Dalcq, 1928.

conditions de polarisation physiologique de l'oocyte persistent longtemps après la rupture de la vésicule germinative. Les deux cycles précédents avaient la valeur physiologique de mitoses de maturation. Par une anomalie qui, à notre connaissance, est entièrement nouvelle, ce sont des structures monastériennes;

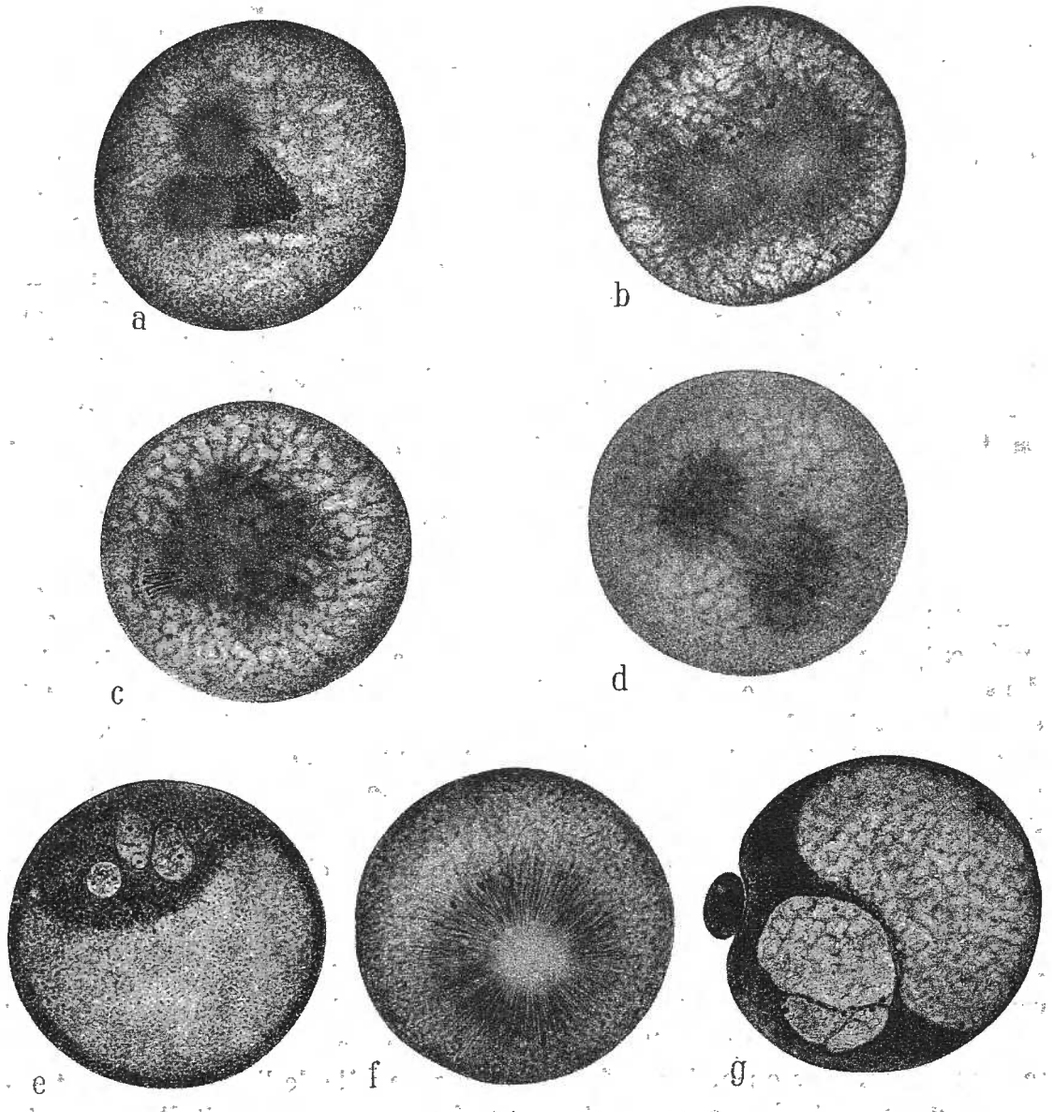


FIG. 8. — *Phascolion*. — Solution Mg-Ca.

a) Prophase de la première mitose de maturation.
b) Stade un peu plus avancé. Monaster diffus.
c) Mitose de maturation. Deux gros asters sans fuseaux.
d) Mitose de maturation. Fuseaux anastraux branchés sur un monaster diffus.
e) Accouplement des pronucléi. Retour à la polarité.
f) Monaster de segmentation.
g) Intercinèse après le premier cycle monastérien de segmentation; à remarquer les lobulations survenues à la télophase précédente.

elles évoquent les petits monasters réalisés dans les œufs d'Oursin et d'Astérie fécondés prématurément (Brachet, 1922; Dalcq, 1924). Chose remarquable, ces monasters de maturation n'affectent absolument pas le cortex, qui reste d'une parfaite régularité.

C'est après cette phase préparatoire qu'apparaissent les phénomènes d'activation. Des irradiations diffuses se forment autour des pronucléi. Les membranes nucléaires s'évanouissent, et, comme précédemment, les gélifications s'ordonnent de façon très variable, en un massif confus, ou en deux groupes, parfois en plusieurs centres, avec des plaques astériennes énormes, mais sans trace de fuseau (fig. 8*f*). Cependant, si l'image achromatique est la même, la liaison avec le cortex est de tout autre nature : de nombreuses lobulations, qui entaillent profondément la périphérie de l'œuf, accompagnent la télophase de chacune des mitoses monastériennes qui se succèdent jusqu'à la cytolyse. On peut en voir un exemple sur la figure 8*g*, représentant l'intercinèse entre le premier et le second cycle.

C'est donc, dans le mélange calcico-magnésien, à l'activation pure que nous assistons. Jamais, on ne constate — le fait a été bien vérifié — l'apparition de segmentations normales, dicentriques. En revanche, dès qu'on emploie un mélange ternaire, par adjonction de NaCl ou de KCl, elles apparaissent sporadiquement. L'épuisement du matériel n'a pas permis de poursuivre les tâtonnements indispensables pour améliorer cette parthénogénèse et de recueillir les fixations nécessaires pour voir si le clivage succède à la maturation ou se combine avec elle (1). En tous cas, l'opposition entre les effets des mélanges binaires et ternaires est dès à présent certaine.

Le rapprochement avec l'Astérie s'impose. Dans les deux cas, à chaque cation adjoint au Ca correspond une activité cytologique caractéristique. Néanmoins, les modalités sont un peu différentes, et elles ont cet intérêt très vif de faire apparaître, sous l'influence des monovalents, le passage du monaster à l'amphiaster.

5. — VARIATIONS DE LA TENEUR DES ŒUFS VIERGES DE « RANA FUSCA » EN CO_2 LIBRE

On doit à Bataillon et Tchou Su (1930) une remarquable étude de l'influence de l'acide carbonique sur la réaction de l'œuf des Anoures (*Hyla arborea*) au spermatozoïde : après avoir montré clairement (1929) que les œufs partiellement descendus dans l'utérus ne sont pas fécondables et donnent des images de mise à l'unisson, ces auteurs se sont demandé si le résultat ne serait pas la conséquence d'une intoxication trop poussée par CO_2. Ils sont parvenus à répondre à la question par d'élégantes expériences et ont montré que la fécondation des œufs immatures devient possible lorsqu'on les débarrasse de l'excès de gaz carbonique en les exposant en chambre humide à de la soude. Ils ont

(1) La lecture des protocoles tend à indiquer que les deux éventualités sont possibles.

établi de plus que les œufs utérins mûrs perdent leur fécondabilité lorsqu'on les soumet à un courant de CO_2 et qu'ils réagissent au sperme par la mise à l'unisson. Cet état de choses est d'ailleurs réversible et il suffit de bien aérer les œufs intoxiqués artificiellement par CO_2 pour les rendre à nouveau fécondables. BATAILLON et TCHOU-SU n'ont pas manqué de rapprocher ces résultats, tendant à indiquer que c'est l'acide carbonique qui est responsable de l'inertie des œufs immatures, des mesures chimiques de BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI : on sait que ces auteurs ont montré que des œufs de Grenouille extraits de l'utérus et placés rapidement dans un microspiromètre de THUNBERG-WINTERSTEIN dégagent des quantités considérables de CO_2 pendant une couple d'heures. L'analyse des gaz extraits des œufs confirme d'ailleurs, par une méthode différente, ces observations. Il est intéressant de noter que cette élimination de CO_2 n'est pas affectée quand les œufs sont placés dans une atmosphère d'azote et d'hydrogène, ce qui démontre bien qu'il s'agit d'un phénomène indépendant de la respiration propre de l'œuf. BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI tirent de leurs recherches la conclusion que l'acide carbonique diffuserait difficilement à travers la paroi utérine et s'accumulerait à l'intérieur des œufs, tout en les intoxiquant plus ou moins complètement. Ils suggèrent de plus que la prématurité des œufs pourrait résulter d'une exagération de cette intoxication, sans toutefois en fournir la preuve formelle.

Il semble bien que la réalité des faits observés par BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI ne puisse être mise en doute et l'intérêt de leurs résultats est évident. Il faut cependant reconnaître qu'ils ne suffisent pas à démontrer le bien-fondé de la théorie de BATAILLON : le fait que les œufs utérins, facilement fécondables, dégagent une bouffée d'acide carbonique après la ponte ne nous renseigne évidemment pas sur le cas des œufs immatures (œufs situés dans l'oviducte ou venant de descendre dans l'utérus). Pour que l'hypothèse de BATAILLON se voie vérifiée par des dosages chimiques, il faut que ceux-ci nous fassent saisir une surcharge en acide carbonique plus marquée dans le cas des œufs immatures que dans celui des œufs mûrs. De telles mesures ne sont possibles que lorsqu'on dispose d'animaux dont les œufs se trouvent répartis dans les divers segments de la filière génitale : œufs péritonéaux, œufs situés dans l'oviducte, œufs utérins fécondables et non fécondables. Cette disposition n'est évidemment pas réalisable chez un même individu, mais on peut pratiquer des dosages sur les femelles dont les œufs sont en voie de descente et sur les femelles mûres. Les premières ne se rencontrent malheureusement que bien rarement, même au début de la période de ponte : c'est pourquoi des investigations de ce genre n'auraient sans doute pas été possibles si nous n'avions pu utiliser des Grenouilles rousses injectées d'extrait d'hypophyse de bœuf très aimablement préparé par M^lle^ K. PONSE, à qui va notre bien vive reconnaissance. Nous avons constaté qu'il suffit, au mois de février, de l'injection de 1 à 2cc d'extrait hypophysaire filtré pour obtenir en 24 heures le stade désiré : une partie des œufs se trouve alors encore dans la cavité péritonéale, tandis que le reste s'est

engagé dans les oviductes et commence à descendre dans l'utérus. Ces œufs, ainsi que nous nous en sommes assurés, ne se laissent jamais féconder. Alors qu'on note une inertie totale de la part des œufs péritonéaux, on constate généralement, ainsi que nous l'a signalé M^lle^ Ponse, des images de mise à l'unisson dans le cas des œufs immatures déjà pourvus de leur gangue. Si l'on sacrifie la Grenouille deux ou trois jours après l'injection d'extrait pituitaire, on observe la descente de tous les œufs dans l'utérus; ces œufs sont souvent fécondables et peuvent donner un développement absolument normal. Dans certains cas, toutefois, on a affaire à des œufs immatures qui ne se laissent pas féconder.

Voici comment nous avons pratiqué nos dosages : les œufs étaient introduits aussi rapidement que possible dans les petits récipients du type de Meyerhoff et Schmidt d'un manomètre de Warburg ($K_{CO_2} = 0,6$). Les œufs déjà entourés de gangue étaient placés à sec au fond des récipients à l'aide de fines pinces, tandis que les œufs péritonéaux étaient pipetés avec 2cc de liquide de Holtfreter. Ces manipulations s'effectuent rapidement et, avec quelque pratique, les manomètres peuvent être placés dans le thermostat 10 à 15 minutes après l'ouverture de la femelle. Les mesures de la consommation d'Oxygène et de l'élimination de CO_2 se faisaient en suivant scrupuleusement la technique de Meyerhoff et Schmitt, dont on connaît le principe (absorption de l'acide carbonique par le baryte; à la fin de l'expérience, celle-ci est acidifiée, le CO_2 fixé se dégage et est mesuré manométriquement). Cette méthode joint à une grande sensibilité une excellente précision; elle est certainement plus sûre que celle qu'avaient utilisée Białaszewicz et Błedowski, mais elle a sur cette dernière le désavantage de ne pas permettre de suivre de façon continue l'élimination de l'acide carbonique. Force nous a donc été de fixer de façon arbitraire le moment où les mesures se terminaient : nous avons choisi une durée d'expérience de 2 heures 15, parce que c'est au bout de ce laps de temps que les œufs sont complètement débarrassés du CO_2 qui les imprégnait d'après Białaszewicz et Błedowski.

On trouve ci-dessous les chiffres que nous avons obtenus pour le quotient respiratoire; la figure 9 exprime graphiquement les mêmes résultats :

QUOTIENT RESPIRATOIRE.

Œufs péritonéaux.	Œufs de l'oviducte.	Œufs utérins immatures.	Œufs utérins mûrs.
1,34	3.52	3,21	2,72
1,21	3,34	3,21	2,59
1,60	3,10	3,10	2,43
1,72	3,48		2,66
1,70			
Moyenne : 1,51	3,3	3,14	2,60

Un simple coup d'œil suffit pour constater que les quotients respiratoires obtenus dans ces différentes expériences sont *beaucoup plus élevés que ceux que l'on observe pour les œufs vierges et fécondés prélevés deux heures après la ponte (respectivement 1.00 et 0.65)*. On voit que les œufs péritonéaux possèdent un quotient respiratoire légèrement trop élevé, indiquant déjà une certaine surcharge de CO_2 (du reste assez variable d'une expérience à l'autre). Mais c'est

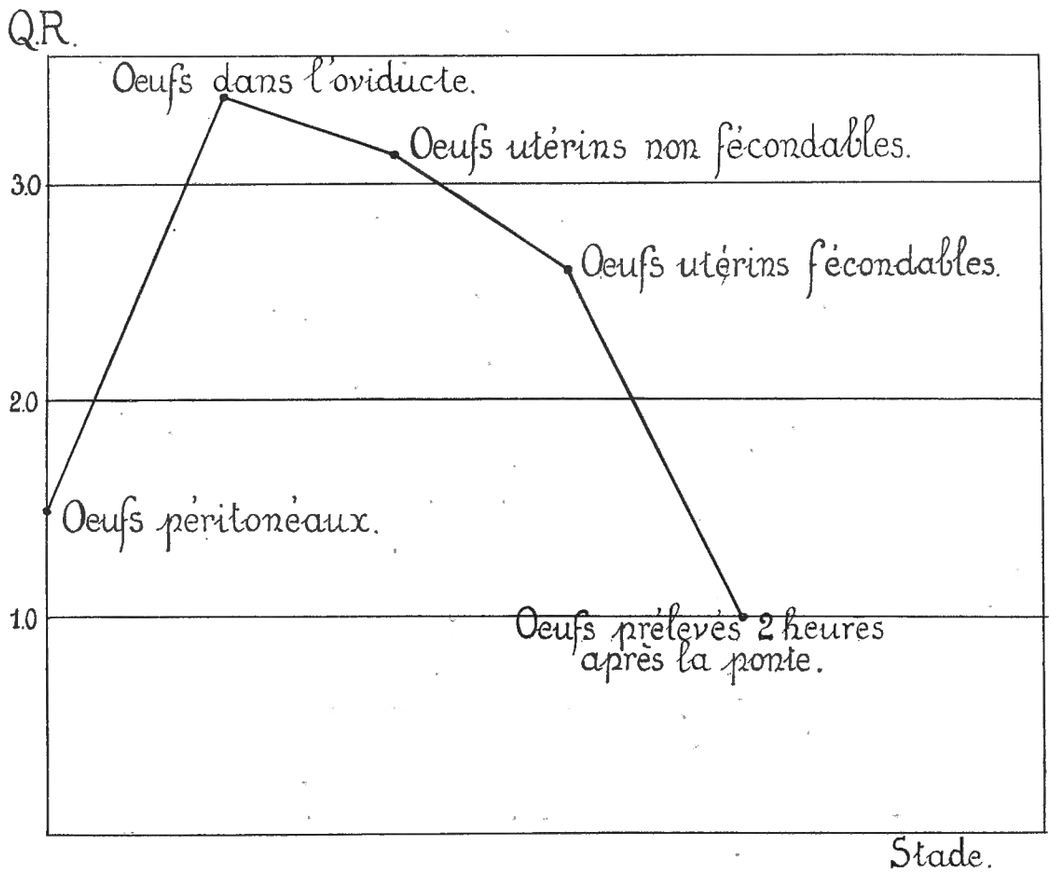


FIG. 9. — Variations du quotient respiratoire des œufs vierges de *Rana fusca* de leur sortie de l'ovaire à leur émission.

dans l'oviducte que le quotient respiratoire atteint son chiffre le plus élevé, pour ne s'abaisser d'ailleurs que très légèrement lors du début de la descente dans l'utérus (œufs immatures). On note un chiffre manifestement plus bas, bien qu'encore anormal, pour les œufs utérins fécondables.

Il va de soi qu'il ne faut pas considérer ces quotients respiratoires élevés comme les témoins d'oxydations anormales, mais qu'il s'agit plutôt, soit de la rétention d'acide carbonique pendant le passage au long de la filière génitale, soit de la production d'un acide fixe susceptible de réagir sur les bicarbonates

contenus dans l'œuf; nous ne pensons toutefois pas que cette dernière explication puisse être retenue, parce que nous n'avons jamais observé, au cours de ces expériences, de changements significatifs de la teneur en CO_2 chimiquement combiné (mesurée manométriquement par acidification totale des œufs à la fin de l'expérience) dans les œufs des diverses catégories envisagées.

Nous ignorons tout du mécanisme de la surcharge en CO_2 des œufs au cours du passage dans les voies génitales; c'est évidemment dans l'oviducte que l'imprégnation par l'acide carbonique est la plus intense; résulte-t-elle des conditions purement mécaniques empêchant particulièrement la diffusion des gaz dans ce segment de la filière génitale, ou s'agit-il plutôt de processus chimiques liés à la sécrétion de la gangue? Ces questions mériteraient de faire l'objet d'une étude spéciale.

La comparaison de nos résultats avec ceux de Białaszewicz et Błedowski s'avère satisfaisante : le tableau II de ces auteurs montre que 80 œufs éliminent en 133,5 minutes 49,7 mm^3 de CO_2, soit 62 mm^3 pour 100 œufs en 2 h. 15. Nous savons qu'à ce stade 100 œufs consomment en moyenne 10 mm^3 d'Oxygène par heure et qu'ils ont vraisemblablement un quotient respiratoire réel voisin de 1. Il résulte de ces considérations que la quantité de CO_2 supplémentaire dégagée est d'environ 39 mm^3 pour 100 œufs dans les expériences de Białaszewicz et Błedowski. Nos propres mesures conduisent, pour les œufs utérins fécondables, à un chiffre très voisin de 37 mm^3; cette valeur s'élève à 50 mm^3 dans le cas des œufs utérins immatures et à 50 mm^3 pour les œufs extraits de l'oviducte, tandis qu'elle s'abaisse à 11 mm^3 pour les œufs péritonéaux.

Nos mesures de l'élimination de l'acide carbonique libre cadrent donc de façon satisfaisante avec l'hypothèse de Bataillon; il n'est pas douteux que les œufs utérins fécondables soient moins profondément intoxiqués par CO_2 que les œufs immatures. Il ne s'agit assurément que d'une différence de degré, d'une différence purement quantitative, mais néanmoins susceptible d'expliquer la façon dont réagissent à l'insémination les œufs prélevés au niveau des différents segments de la filière génitale. Cette conclusion, tirée de l'étude des Anoures, est vraisemblablement généralisable à tous les Amphibiens, puisque les œufs d'Urodèles présentent cytologiquement, ainsi que l'a montré Bataillon, les mêmes étapes réactionnelles au cours de leur descente dans les conduits.

III. — DISCUSSION ET SUGGESTIONS

La première préoccupation qui nous ait orientés dans ces recherches était de nous faire une opinion sur la valeur de la théorie dualiste de R. S. Lillie. *Il ne nous paraît pas qu'elle puisse être admise sans réserve.* D'une part, les données sur lesquelles elle s'appuie ne sont pas suffisamment précises; elles manquent notamment d'examen cytologique, négligent par conséquent toutes

les formes mineures d'activation et, de ce fait, n'excluent pas la confusion entre la sous-activation et la sus-activation. D'autre part, il est difficile de considérer comme inhibiteur de l'activation chez l'Étoile de mer le traitement combiné par l'hypertonie et le cyanure, qui est précisément le plus efficace pour la parthénogénèse de l'Oursin.

Une seconde préoccupation a été de réexaminer la valeur parthénogénésique de la rupture de la balance des sels. Non seulement nous avons confirmé les données antérieurement établies par l'un de nous, mais nous avons rencontré chez *Phascolion* un matériel qui permet de mettre en évidence des faits présentant une étroite analogie avec ceux de l'Étoile de mer. Il n'y a cependant pas identité, et cela mérite d'être souligné. Il est en effet probable que la situation est à cet égard identique à celle du déterminisme de l'entrée en maturation. Celui-ci a maintenant été élucidé chez six espèces différentes : *Asterias, Barnea, Hydroïdes, Phascolion, Pomatoceros, Thalassema.* (Cf. J. PASTEELS, 1935.) Chez toutes il est régi par les cations, mais seule l'action du Calcium peut être considérée comme uniforme d'une espèce à l'autre; les éléments qu'il faut lui adjoindre varient dans une certaine mesure. Il faut donc se garder de croire que les actions spécifiques de cations sur la parthénogénèse se produiront partout dans le même sens, et il est à prévoir, au contraire, que les investigations ultérieures révèleront, d'espèce en espèce, certaines transpositions entre les divers sels.

En tous cas, *pour tous les œufs marins, la possibilité reste largement ouverte que les agents effectifs de l'activation et de la parthénogénèse soient les constituants de l'eau de mer.* Leur rôle « réalisateur » n'est pas spécial à l'Étoile de mer. Outre les données nouvelles fournies par *Phascolion,* il faut tenir compte de l'entrée en maturation, qui constitue indubitablement une première étape d'activation, dont la physiologie ne peut être très différente de la parthénogénèse. L'Oursin, auquel on pense nécessairement toujours, n'a vraiment pas été assez étudié sous cet angle. On sait néanmoins par un des derniers travaux de parthénogénèse de JACQUES LOEB (1915) que le traitement butyrique de l'œuf de *Strongylocentrotus p.* n'a qu'un effet de membrane complètement réversible s'il est réalisé dans un mélange de NaCl, KCl et $MgCl_2$, dans les proportions présentes dans l'eau de mer. Il serait capital aussi d'étudier sous cet angle la parthénogénèse d'*Urechis,* que TYLER (1931) provoque par la simple hypotonie.

L'accès des sels dans les complexes protoplasmiques peut être assuré de deux manières : ou bien par les échanges lents et progressifs avec un mélange à balance anormale, ou bien par une modification brève, rapide, qui confère au cytoplasme une perméabilité sélective qui conduit au même résultat. Dans cette manière de voir, on peut se représenter le détail des processus de plusieurs façons. Dans la méthode lente, chaque élément actif peut influencer une réaction cytoplasmique spéciale; celle-ci peut, soit faire partie d'une chaîne continue de réactions, soit concourir, au contraire, avec d'autres à la formation d'une

situation décisive; qu'il y ait enchaînement ou convergence, les variations quantitatives ou chronologiques auront une influence énorme et pourront faire osciller le résultat depuis l'activation la plus faible jusqu'au développement le plus parfait. Dès lors, il n'est guère possible de parler d'unicisme ou de dualisme; *le phénomène est essentiellement complexe.*

Dans la méthode brusque, le sort de l'œuf est régi par la nature du changement initial qui ouvre le cytoplasme aux agents extérieurs. Il devra donc y avoir autant de conditions initiales que d'aboutissements, selon que l'on observe le simple soulèvement de membrane, ou le monaster, ou le clivage nucléaire pur, ou la segmentation typique, ou le monaster suivi d'amphiaster, etc. Ici encore la question : unicisme ou dualisme? est mal posée.

Mais parmi les manifestations d'activité de l'œuf, il en est deux qui prennent indéniablement une importance considérable : la division typique, d'une part, l'activation monastérienne, de l'autre. C'est que celle-ci, surtout si elle s'accompagne de membranogénèse, est nettement équivalente à celle que le spermatozoïde provoque au moment de son contact avec le cortex. Dans l'œuf fécondé, l'acquisition de la dicentrie dépend d'une condition introduite par le spermatozoïde, quel que soit, à ce propos, le rôle effectif de son centrosome. Dans la parthénogénèse, des conditions de milieu doivent se substituer à cette fonction seconde de la spermie. Au départ, l'état du cytoplasme doit être différent dans l'œuf activé ou dans celui qui se segmentera, puisque, sous des influences identiques, ils évolueront de manière si distincte. *Sur ce point, la thèse dualiste est juste, et notre accord avec* Bataillon *est complet.* Mais nous insistons sur ce que cette distinction a de relatif, lorsque l'on considère l'ensemble des faits, sur l'impossibilité où nous sommes de lui voir une base qualitative plutôt que quantitative, sur l'infinité des transitions entre toutes les activités de l'œuf. La moins frappante n'est pas la succession du monaster et de l'amphiaster, dont Bataillon et Tchou Su donnent de si beaux exemples. Tout cela fait que nous nous représentons de préférence l'activité d'un œuf comme une résultante aux variantes multiples.

C'est là, en somme, un schéma purement physico-chimique, et il faut avouer qu'il est encore bien vague. On voudrait pouvoir l'associer aux connaissances actuelles sur le métabolisme et la structure plasmatique de l'œuf, notamment à ces deux faits importants si bien démontrés par J. Runnström (1930, 1933) : le remaniement des colloïdes cytoplasmiques dans le sens d'une dispersion plus fine, d'un mélange plus intime des divers constituants, d'un contact plus complet entre les métabolites et les ferments; la production à la suite de la fécondation ou de l'activation d'un acide fixe, non encore déterminé. Mais pour notre part, nous n'apercevons pas de lien entre ces diverses notions, qui gardent encore la valeur de jalons pour la future théorie chimique de l'activation.

Il importe donc de ne pas négliger de considérer aussi le problème sous son angle biologique général.

L'essai le plus poussé qui ait été réalisé dans ce sens est certainement la « théorie de la fertilisine » de F. R. LILLIE. La signification que cet auteur a attribuée au phénomène, d'ailleurs important et général, des sécrétions produites par les gamètes peut être aujourd'hui considérée comme dépourvue de fondements. Dans le livre auquel il a été fait allusion déjà, l'un de nous (A. D.) a scrupuleusement résumé les faits décrits par LILLIE et son école, mais en les dissociant de la théorie en cause, pour les placer chacun dans le cadre du chapitre de physiologie ovulaire dont ils relevaient. Ainsi est apparue la fragilité du lien théorique imaginé par les auteurs et l'importance des lacunes que présentait leur démonstration. Depuis ce moment, à part le plaidoyer habile mais peu convaincant d'E. E. JUST (1930), rien n'est venu redresser cette situation. Au contraire, une importante contribution récente de H. J. ELSTER (1935) examine objectivement la valeur de la théorie dans les modes de fécondation les plus variés chez cinq espèces d'Oursins. Certes, l'auteur observe les effets de l'*egg-water* sur le sperme et vérifie l'activation et l'agrégation de celui-ci, comme l'avait décrit LILLIE, mais il insiste sur les fluctuations de ces réactions, que l'on ne peut apprécier sainement, dans chaque cas, qu'en déterminant le seuil de l'agglutination et, à de plus fortes concentrations, la chronologie de celle-ci. L'influence de la concentration du sperme reste toujours un obstacle considérable à la comparaison entre expériences faites avec des laitances différentes.

Ces réactions ont néanmoins été étudiées minutieusement dans les diverses hybridations, en cherchant la corrélation qu'admet la théorie entre l'agglutination et le taux de fécondation. Cette corrélation est, d'après ELSTER, inexistante. Si l'on examine au même point de vue l'hypothèse complémentaire, introduite par LILLIE, d'une hétéroagglutinine dont l'action serait irréversible, on observe tant de transitions entre les diverses réactions, que l'idée apparaît n'être qu'un pur artifice. Les effets de l'*egg-water* ont été également examinés dans les milieux modifiés, notamment par l'alcalinisation et par l'addition d'*egg-water* correspondant au sperme, ainsi qu'au cours du vieillissement. Nulle part il n'y a de parallélisme constant entre la réussite des fécondations et le taux d'agrégation du sperme. En fait, l'hybridation est régie par toute une série de facteurs secondaires, et elle dépend en outre de cette hétérogénéité physiologique de chaque ponte, qui paraît devoir être attribuée à l'âge et aux minimes particularités de formation de chacun des œufs. Aussi ELSTER propose-t-il d'écarter dorénavant le terme vraiment injustifié de fertilisine : « Es dürfte sich daher empfehlen, der Anregung dieses Autors [DALCQ] zu folgen und den in dieser Arbeit noch gebrauchten Ausdruck « Fertilizin » für die Eisekrete fallen zu lassen » (1935, p. 80). Le terme d'« ovuline », utilisé en 1928, nous paraît parfaitement convenir. Il n'a pas d'autre emploi en Biologie générale et il n'implique aucune idée préconçue.

On peut certes qualifier aussi de « théorie de l'activation » les suggestions que BATAILLON a présentées à maintes reprises avec un sens profond de la difficulté du problème. C'est le soulèvement de la membrane qui en est le point de départ. Frappé de sa généralité, qui est très grande, sans être absolue, du déblocage des mitoses de maturation qui en est habituellement la conséquence (1), BATAILLON pense que les fluides expulsés de l'œuf constituent des déchets du métabolisme. Les conditions cytologiques de l'œuf vierge étant, dans une certaine mesure, imitées par une surcharge de CO_2, l'éminent biologiste suppose qu'il est rejeté en grande quantité lors de la membranogénèse; et, comme nous le rappelions plus haut, sa thèse paraît confirmée par des observations de BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI (1915) et de VLÈS (1922), qui mettent respectivement en évidence une élimination notable d'acide carbonique chez les œufs utérins de la Grenouille et les œufs fécondés de l'Oursin. L'étude du phénomène de mise à l'unisson des noyaux dans la fécondation prématurée (A. BRACHET, 1921) conduit alors BATAILLON à imiter l'état immature en soumettant des œufs d'Anoures à une intoxication carbonique. Enfin, pour ne citer que les faits les plus caractéristiques, l'auteur montre, avec TCHOU SU, que chez le Ver de soie, la différence au départ entre les œufs des races univoltines et bivoltines réside dans le degré d'activabilité. Dans l'œuf univoltin, les quatre noyaux polaires sont régulièrement retenus. Tandis qu'à la seconde métaphase, le pôle animal est tout hérissé de fins filaments, sortes de pseudopodes qui révèlent une tension superficielle extrêmement basse, lors de l'anaphase les prolongements plasmatiques se rétractent, l'îlot polaire tout entier présente « une contraction qui le tord et entraîne la double mitose dans son mouvement ». Par ces aspects, le cytologiste saisit donc là une augmentation brusque de la tension superficielle qui vient inhiber l'achèvement de la cytodiérèse. Dans les œufs bivoltins, au contraire, le rejet d'un globule polaire est fréquent; il succède à un soulèvement de membrane nettement plus accentué que chez les œufs univoltins, et les œufs où cette expulsion polaire se produit sont caractérisés par une polyspermie réduite, avec tendance à la monospermie. A un rejet plus marqué des fluides correspond donc une activité plasmatique plus nette qui se confirme plus tard par la faculté de franchir sans arrêt le stade où les univoltins s'immobilisent en diapause. D'où l'idée de produire le trivoltinisme en renforçant l'activation des œufs bivoltins de seconde génération : un traitement de ces œufs fécondés par les vapeurs de chloroforme, pendant 10 minutes durant la maturation, distend la membrane au maximum, mais sans que l'amphimixie réussisse; la même technique, appliquée après la maturation, assure l'éclosion des chenilles au 8e ou 9e jour : le trivoltinisme expérimental est accompli.

---

(1) Sauf chez *Sabellaria*, notamment, où la membrane de l'œuf vierge se soulève lors de la rupture de la vésicule germinative, ce qui n'empêche pas la première mitose de maturation de s'arrêter en métaphase.

De cette admirable analyse se dégagent une série de faits qu'il faut soigneusement classer. Tout d'abord, l'influence de la réaction de l'œuf sur l'achèvement de la maturation. Les aspects cytologiques de *Bombyx* révèlent que la cytodiérèse polaire se poursuit si la réaction initiale a amené un abaissement de tension superficielle suffisamment durable; elle apprend du même coup que le rejet des fluides ovulaires abaisse cette tension et conduit à réexaminer les situations analogues créées par l'expérimentateur.

Dans les œufs marins vierges, des modifications de milieu très variées empêchent le rejet des globules polaires : hypertonie, acidification, enrichissement en Ca, en Mg (DALCQ, **1923**; PASTEELS, **1931**). Or, la formation du cône d'émergence, prélude de la cytodiérèse, dépend de l'interaction entre la figure achromatique et le cortex auquel elle appuie son pôle externe. Celui-ci doit céder, se déformer localement, par accroissement de surface, pour que l'expulsion puisse se faire. Il est probable que dans beaucoup de cas ce cortex est effectivement fluide et obéit aux lois de la tension superficielle, comme on le constate aisément dans l'œuf vierge d'Ascidie (DALCQ, **1932**), mais il n'en est certainement pas toujours ainsi et l'on observe notamment, au cours de la maturation chez l'Astérie, des plis corticaux qui décèlent un cortex au moins semi-solide. Même dans ces cas, la membrane n'en est pas moins sous tension, et il a été montré (DALCQ et SIMON, **1932**) que la cytodiérèse dépend alors de l'accrochage de la figure achromatique au cortex. Nous pouvons donc dire que pour que la cytodiérèse s'accomplisse, il faut que la tension de membrane au pôle animal ne soit pas trop forte par rapport à la figure achromatique. C'est cette relation qui est touchée par les modifications extérieures, hypotonie, etc., soit qu'elles augmentent la tension de membrane, soit qu'elles réduisent, mécaniquement ou chimiquement, l'influence déformante de la figure achromatique. Or, on peut voir alors que le soulèvement de la membrane améliore la situation et permet l'expulsion du globule. On rencontre en effet de temps à autre chez l'Étoile de mer des pontes dont les œufs sont dans un état de turgescence exagérée et qui, livrés à eux-mêmes, n'expulsent que tardivement un globule polaire géant, à la suite d'une mitose généralement tripolaire. Elles ont été décrites sous le nom de « pontes à dépolarisation spontanée » (DALCQ, **1925**, p. 547). Si l'on féconde ces œufs, ils réagissent par un soulèvement de membrane particulièrement énergique, et ils expulsent régulièrement les deux globules (IBID., p. 590). L' « effet correcteur du soulèvement de la membrane sur la dépolarisation » est donc superposable à celui qui se trouve chez le Ver à soie. *L'expulsion des fluides ovulaires entraîne, soit un abaissement de la tension superficielle, soit un ramollissement de la membrane corticale.* C'est donc là un processus vraisemblablement physique que l'on peut mettre à l'actif de la réaction corticale.

Y a-t-il plus? BATAILLON est-il fondé à parler d'épuration? Si l'expression nous a pendant longtemps heurtés, parce qu'elle nous paraissait simplement fondée sur des rapprochements assez hardis, nous reconnaissons aujourd'hui

qu'elle s'appuie, chez le Ver à soie, sur un fait positif. Ce n'est qu'à la rétention d'un élément nocif, d'une sorte de narcotique, que peut être attribué l'arrêt en diapause, puisqu'une activation plus énergique permet à l'embryon de franchir cette phase sans arrêt. On peut même dire que cette activation touche vraisemblablement aux processus respiratoires. Bodine et Boell ont en effet montré que chez la Sauterelle la respiration est fortement réduite pendant la diapause et résiste alors à l'action du cyanure; avant et après, la respiration est, au contraire, sensible à ce toxique et se réduit, sous son action, à un taux égal à celui de la diapause. Il existe donc une respiration de base et une respiration complémentaire, et c'est celle-ci qui, faute d'une activation suffisante, s'arrête au bout d'un certain temps, durant lequel l'embryon élimine ou transforme l'élément inhibiteur. *L'épuration par rejet des fluides ovulaires est donc bien, pour les Insectes, une notion concrète et il est fort possible qu'elle se généralise peu à peu.*

Mais il s'agit en somme d'une épuration à longue échéance. A-t-elle la même importance au point de vue de l'activation? L'expulsion des produits qui appellent l'eau extérieure dans le périvitellin est-elle la vraie cause de l'éveil de l'œuf? Est-ce à ces substances, ou à l'une d'entre elles, qu'est due l'inertie de l'œuf vierge? La question est difficile. Si nous avions un détecteur de ces substances, elle serait aisée à trancher, et nous saurions enfin si l'épuration « silencieuse » est une hypothèse gratuite ou non, si l'œuf de Pholade, notamment, expulse quelque chose sans que nous puissions le voir. Mais il n'y a pas seulement des œufs nombreux qui, expérimentalement ou non, se segmentent sans que la membrane se soit décollée; il en est souvent qui soulèvent une membrane sans manifester aucune activité cytologiquement décelable, sauf parfois un léger gonflement du noyau. Sous ce rapport, les nouveaux documents apportés ici (fig. 1, 2, 3, 4) nous paraissent caractéristiques. Ils écartent, à notre sens, toute idée de liaison *nécessaire* entre le soulèvement de la membrane et l'éveil de l'œuf. Nos observations apportent aussi une indication intéressante, bien que forcément imprécise, par la corrélation entre la maturité et la plénitude de la réaction corticale. Nous nous demandons donc si cette réaction ne servirait pas surtout à libérer l'œuf de la charge d'ovuline nécessaire à l'attraction du spermatozoïde et élaborée en excès pendant la période précédant la ponte. Réaction d'ailleurs utile, il est bon de le répéter, au creusement ultérieur du blastocoele et à l'évolution correcte des mouvements morphogénétiques.

A côté de cette substance hypothétique, qui ne semble pas *suffisante* pour maintenir l'œuf en inertie, il faut considérer spécialement le CO_2 qui est présent en quantité anormale dans les œufs utérins des Amphibiens. Sur ce point, la concordance est parfaite entre les mesures de Białaszewicz et de Błedowski (1915), la confirmation qu'on apporte ici l'un de nous (J. B.) et les précisions qu'il y ajoute, le tableau cytologique de fécondation dans les œufs fraîchement arrivés dans les voies génitales (Bataillon) et celui que Bataillon et Tchou Su

obtiennent avec les œufs mûrs de *Hyla* intoxiqués directement par le CO_2. La mise à l'unisson est le fait d'un cytoplasme ovulaire qu'une intoxication grave rend incapable de réagir au contact du spermatozoïde et qui se laisse envahir sans être réellement fécondé. Que penser des autres cas où ce phénomène a été observé? Chez l'Oursin, A. BRACHET (1921) s'est borné à rapprocher l'aspect condensé des asters spermatiques dans les images qu'il avait découvertes de celui que montraient les mitoses de segmentation soumises aux solutions hypertoniques (VLÈS et DRAGOIU, 1921). DALCQ (1924) a fait observer que les mitoses de maturation figurées par BRACHET rappelaient les modifications provoquées par les milieux bloquant la maturation. En même temps qu'il décrivait, sous l'effet de l'hypertonie, d'un excès de $CaCl_2$ ou de $MgCl_2$, une croissance de l'édifice astérien conduisant à la subdivision *directe* des pôles, les chromosomes restant à l'équateur, il montrait que cette déploration mitotique s'accompagnait fréquemment de mise à l'unisson. Il considérait (1924, 1928) que la résolution immédiate du pronucléus en ses chromosomes ne reflétait pas la réaction normale du cytoplasme de l'œuf en maturation, mais témoignait de l'expansion à tout le cytoplasme, sous l'empire des conditions dépolarisantes, de propriétés normalement réservées au pôle animal. Cette manière de voir reste entièrement défendable actuellement et a l'avantage de s'accorder avec toute la physiologie normale de la maturation, si nettement polarisée. Il n'est pas exclu qu'il en soit de même chez les Amphibiens et que le CO_2 produit ou introduit lors de la pénétration dans l'oviducte estompe en quelque sorte des propriétés cytoplasmiques de l'œuf. L'avenir nous l'apprendra.

Mais pour en revenir à l'inertie même, nous manquons trop d'indication positive pour l'attribuer, dans les œufs vraiment mûrs des Amphibiens, à la rétention de CO_2; chez l'Oursin, la bouffée de CO_2, dont l'élimination a été constatée par VLÈS (1922), trouve son explication dans la production d'acide mise en évidence par RUNNSTRÖM comme conséquence de la fécondation. D'ailleurs, si l'on peut envisager une rétention de CO_2 dans les œufs situés dans les voies génitales, — et encore avons-nous vu qu'elle n'est là que passagère, — il n'en est pas de même en milieu libre. Toutes les données de physiologie cellulaire, y compris la méthode de parthénogénèse de DELAGE, font apparaître le CO_2 comme aisément diffusible, et s'il était la cause de l'inertie, la parthénogénèse serait infiniment plus aisée à déclancher qu'on ne l'observe couramment.

Une troisième théorie, ou plutôt une représentation très générale du processus de mise en marche du développement, a été formulée par DALCQ en 1924. Ce travail faisait connaître une série de manifestations de la parthénogénèse témoignant d'une mise en branle de régions de l'œuf de plus en plus vastes. Le curieux processus d'*autotomie végétative* isole, en dehors de tout phénomène astérien, un fragment végétatif variable, et, par la suite, la portion animale peut édifier une cinèse bipolaire conduisant à une segmentation partielle. Une même orientation se dessine donc dans les mêmes conditions expérimentales pour la

maturation et la mise en marche du développement. A la dépolarisation mitotique s'enchaîne, dans les mêmes œufs, placés dans le même milieu, la dépolarisation parthénogénésique. Il était dès lors séduisant de confronter ces processus avec ceux du développement normal, et l'auteur le faisait en ces termes : « Dans l'activation, la dépolarisation progresse étape par étape, d'une manière continue. Le remaniement de la figure de maturation, l'expulsion d'un globule polaire géant, l'autotomie végétative, la segmentation partielle et le clivage total en sont autant d'échelons. Dans la fécondation, au contraire, la dépolarisation ne suit pas cette sorte d'évolution régulièrement ascendante. S'il y a, de par les conditions dans lesquelles l'œuf effectue sa maturation, une certaine tendance à la dépolarisation, le premier effet de la fécondation normale est de ramener l'oocyte à sa polarité stricte nécessaire à l'achèvement normal de la réduction caryogamique. Puis, d'un seul coup, sans hésitation ni tâtonnement, l'œuf fécondé atteint la dépolarisation profonde qui permet son clivage total » (1924, p. 662). Soulignons tout d'abord que *le terme de dépolarisation n'implique nullement la disparition de l'axe de polarité fondamentale de l'œuf*. Il est uniquement pris au sens *mitotique*, en considérant l'étendue des territoires plasmatiques où se déroule l'activité caryocinétique. Ainsi comprise, la *dépolarisation mitotique* est une notion générale qui exprime la différence classique de position, d'orientation et, le plus souvent, de taille entre les amphiasters de maturation et de segmentation. Mais la polarité même, élément fondamental et permanent de l'organisation du germe, est strictement respectée.

Nous ferons également observer que *la polarisation mitotique stricte de l'œuf vierge ne repose pas sur une propriété élective du cortex au pôle animal*. Depuis longtemps, en effet, les centrifugations effectuées par Conklin (1917) ont montré chez *Crepidula* que le fuseau de maturation peut être reporté en n'importe quel point du cortex et donne lieu à la formation d'un globule polaire. Seule une surcharge vitelline trop forte modifierait évidemment la situation. Il se fait simplement que dans l'œuf normal il existe un gradient physiologique de toutes les activités, de sorte que le fuseau se forme dans le voisinage du pôle animal et n'atteint son état d'équilibre que s'il est orienté suivant l'axe du gradient plus ou moins complexe qui règne dans l'œuf entier. *Que ce gradient ne soit pas une fiction*, c'est ce qu'indiquait déjà pour l'œuf fécondé la perméabilité plus grande du pôle végétatif au potassium, démontrée par Runnström (1925) chez l'Oursin. Voici que pour l'œuf vierge, M^lle^ S. Simon établit, dans un mémoire paraissant dans ce même volume, que la pénétration de l'eau suivie à l'ultramicroscope est, chez la Pholade, plus rapide au pôle végétatif qu'au pôle animal. L'existence du gradient est donc certaine; son orientation tend même à se préciser, et c'est au long de son axe que se produit, à l'éveil de l'œuf, la dépolarisation mitotique. En ce sens, la position perpendiculaire à l'axe que prend toujours le premier fuseau de segmentation est un fait capital et il est important de maintenir que *la mise en marche du développement comporte une large dépolarisation mitotique*.

Mais malgré tout, une explication satisfaisante de l'inertie et des processus qui la surmontent nous échappe encore, tant sur le plan biologique que physico-chimique. Aussi croyons-nous légitime, dans l'espoir d'atteindre enfin cet élément spécial à la constitution plasmatique de l'œuf vierge, de présenter une suggestion qui s'inspire certes de considérations extrêmement générales, mais que nous croyons cependant juste.

Si mal informés que nous soyons de l'apparition de la sexualité dans le règne animal, nous pouvons affirmer qu'elle a dû impliquer l'avènement d'un état d'organisation qui réalisait d'un coup une triple condition : maintenir les gamètes à l'état d'inertie dans le milieu habituel de l'espèce; donner aux cinèses par lesquelles ils se constituent l'allure spéciale qui assure la réduction caryogamique; préparer dans l'organisme nouveau la dissociation progressive entre le soma et le germen. Ces trois exigences sont strictement liées; supprimez l'une d'entre elles et la reproduction sexuée devient un chaos ou une impossibilité. Or, toute une série de recherches, sur lesquelles les beaux travaux de BOUNOURE (1933) viennent de projeter une nouvelle et vive clarté, mettent en évidence la différenciation plasmatique connue sous le nom de déterminant génital. Ces investigations sont suffisamment nombreuses pour qu'on puisse admettre l'existence de cet élément sous une forme plus ou moins ramassée, dans tous les œufs. Mais dès lors, la triple relation qui vient d'être indiquée suggère la question décisive : *ne serait-ce pas le déterminant génital qui, d'une part, affecte l'évolution chromosomiale en y suscitant la mitose et qui, d'autre part, maintient les gamètes dans l'inertie?* Objectivement, on ne dispose encore que de rares éléments d'information. Les données éparses dans la littérature ne montrent le déterminant génital que dans l'œuf fécondé. Seul, semble-t-il, KAHLE le représente dans l'oocyte à vésicule germinative non rompue, mais il s'agit de *Miastor*, Cecidomyide parthénogénésique. Dans les œufs soumis à l'inertie, le matériel du déterminant génital est-il déjà rassemblé? N'est-il pas encore dispersé dans le cytoplasme ou dans le cortex? Ne serait-il pas la cause de l'imperméabilisation, limitative des échanges, ou du manque de contact entre les métabolites et les ferments? Autant de questions qui ne sont pas inaccessibles à l'investigation et qui peut-être aideront à continuer l'œuvre grandiose des Pionniers de la parthénogénèse.

IV. — RÉSUMÉ

Une série d'expériences d'activation et de parthénogénèse ont été faites sur l'œuf d'*Asterias glacialis* et de *Phascolion Strombi*. Chez la première espèce, il s'agit d'une étude comparative des effets de l'acide butyrique, de l'hypertonie, de la rupture de la balance des sels; chez la seconde, il s'agit uniquement de l'action de mélanges isotoniques. Les observations ont porté sur le soulèvement de la membrane, les formes mineures de sous-activation et de suractivation, la segmentation parthénogénésique, puis, chez *Phascolion*, sur diverses particula-

rités cytologiques. Elles apportent enfin des précisions quant à la teneur en CO_2 des œufs vierges chez les Amphibiens.

Ces données conduisent à une discussion des thèses soutenues par divers embryologistes. Du point de vue physico-chimique, le rôle des cations de l'eau de mer, souligné déjà par les auteurs dans plusieurs travaux, gagne encore en importance. La différence d'état initial réclamée par BATAILLON, selon que les œufs subissent l'activation ou la régulation dicentrique, est admise, mais en soulignant les transitions multiples et la complexité des processus en cause, écartant donc à la fois les théories unicistes et dualistes. Celle de R. S. LILLIE, notamment, paraît insuffisamment fondée. Du point de vue biologique, la théorie de la fertilisine (F. R. LILLIE) semble caduque ; le rôle épurateur du soulèvement de la membrane (BATAILLON) est admis dans une large mesure. Mais l'intervention du CO_2 comme agent de l'inertie de l'œuf n'est pas considérée comme satisfaisante. Il est maintenu que l'éveil de l'œuf comporte une dépolarisation mitotique dont le déterminisme doit encore être étudié. A défaut de toute explication concrète, des arguments généraux suggèrent que la cause de l'inertie de l'œuf serait liée de quelque manière au déterminant génital.

Université de Bruxelles, Laboratoire d'Embryologie de la Faculté de Médecine.

V. — INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

E. BATAILLON, Arch. f. Entw. Mech., **115** (1929); **117** (1929).

E. BATAILLON et TCHOU SU, Arch. Biol., **40** (1930); Arch. d'Anat. micr., **29** (1933); Annales des Sc. nat. : sér. Bot. Zool., **17** (1934).

BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI, Trav. Soc. Sc. Varsovie, **32** (1915).

J. H. BODINE et E. J. BOELL., J. o. cell. a. comp. Physiol., **5** (1934).

L. BOUNOURE, Ann. Sc. nat. Zool., 10e sér., **17** (1934).

A. BRACHET, Arch. de Biol., **32** (1929).

J. BRACHET, Arch. de Biol., **45** (1934); **46** (1934).

E. G. CONKLIN, Journ. exp. Zool., **22** (1917).

A. DALCQ, Arch. de Biol., **33** (1923); **34** (1924); Presses universitaires de France. Paris (1928); Arch. d'Anat. micr., **28** (1932).

A. DALCQ et S. SIMON, *Protoplasma*, **14** (1932).

H. J. ELSTER, Roux' Archiv, **133** (1935).

G. FANKHAUSER, Journ. exp. Zool., **67** (1934).

E. FAURÉ-FRÉMIET, Arch. d'Anat. micr., **20** (1924).

P. GRASSÉ et O. TUZET, C. R. Acad. Sc., **185** (1927); C. R. Soc. Biol., **113** (1923).

E. E. JUST, Biol. Bull., **33** (1922).

W. KAHLE, Zoologica, **21** (1908).

R. S. LILLIE, Biol. Bull., **60** (1931); **66** (1934).

A. ORSTRÖM, Ark. Zool., **24** B (1932).

J. PASTEELS, Arch. de Biol., **40** (1930); **46** (1935).

J. RUNNSTRÖM, Publ. St. Zool. Naples, **6** (1925); Acta Zoologica, **9** (1928); *Protoplasma*, **10** (1930); *Protoplasma*, **15** (1932); Bioch. Zeitschr., **258** (1933).

F. SEIDEL, Arch. f. Entw. Mech., **131** (1934)

TCHOU SU, Arch. d'Anat. micr., **27** (1931).

A. TYLER, Biol. Bull., **61** (1931).

F. VLÈS, C. R. Acad. Sc. Paris, **175** (1922).

F. VLÈS et S. DRAGOIU, Arch. de Biol., **31** (1921).

LES MIGRATEURS HORIZONTALEMENT POLARISES DE CERTAINS *PERITRICHES*

DE LEUR SIGNIFICATION

PAR

Edouard CHATTON (Sète).

SOMMAIRE

Pages.

I. ÉTUDE OBJECTIVE... 914
A. Rencontre et identification de l'*Epistylis horizontalis* n. sp. des Balanes. 914
B. Relations de l'*Epistylis horizontalis* avec les Balanes 916
C. Morphologie du migrateur 917
D. Genèse du migrateur à partir du sédentaire 920
E. La question de la division du migrateur 922
F. Autres Péritriches à migrateurs horizontalement polarisés 922
G. Comparaison du migrateur type *horizontalis* avec ceux d'autres Péritriches 923
II. LE PROBLÈME DE LA PHYLOGÉNIE DES PÉRITRICHES ET LA SIGNIFICATION DES MIGRATEURS HORIZONTALEMENT POLARISÉS 924
A. Examen critique des caractères généraux des Péritriches 924
B. Examen et discussion des conceptions relatives à la phylogénie des Péritriches, et introduction de notions nouvelles 927
a) Théories de BÜTSCHLI et de FAURÉ-FRÉMIET 927
b) Discussion de la théorie de FAURÉ-FRÉMIET 928
c) Intervention des notions de desmodexie et d'autonomie des cinéties (CHATTON-LWOFF) 930
d) Faits inédits relatifs aux Péritriches 932
C. Signification du migrateur horizontal. De deux manières de la concevoir 935
a) Le migrateur horizontal considéré comme ancestral 936
b) Le migrateur horizontal considéré comme forme adaptative 937

I. — ETUDE OBJECTIVE

A. — Rencontre et identification de l'« Epistylis horizontalis n. sp. » des Balanes.

En recherchant, dans les mues des Balanes, l'Infusoire que Fabre Domergue (1889) a décrit sous le nom d'*Opalina cerebriformis* et que nous avons, A. Lwoff et moi (1930-1935), reconnu comme étant un Apostome du genre *Gymnodinioides*, j'ai observé, en 1931, au Marine Biological Laboratory de Woods-Hole, parmi d'autres Ciliés (Vorticellides, Dystérides, Hypotriches), des formes qu'à première vue leur extrême aplatissement dorso-ventral, leur allongement dans le sens de leur progression (nage oscillante ou glissement orienté sur les surfaces) et la différenciation très nette d'un pôle antérieur et d'un pôle postérieur, d'un coté gauche et d'un côté droit, pouvait faire tenir pour des Holotriches Hypostomes. Mais, examinées de plus près, elles montraient (fig. XI, 3) : 1° sur tout le pourtour de leur face de glissement, ou face inférieure, une épaisse frange ciliaire, fermée en cercle complet, au fond d'un profond sillon; 2° vers le quart postérieur de cette face, une cicatricule circulaire auréolée de stries radiaires; 3° vers le milieu et la droite de la face opposée, la face supérieure, un orifice conduisant dans une cavité sous-jacente, extrêmement surbaissée, aux contours compliqués, et en partie ciliée (fig. XI, 2).

Ainsi se révélaient, sous un aspect général tout à fait aberrant, les caractères indiscutables d'un Péritriche. L'orifice de la face supérieure et la cavité sous-jacente ciliée correspondaient à un péristome contracté, la cicatricule de la face inférieure à une scopula et le cercle ciliaire à une zone aborale.

Qu'elle fût une forme errante autonome, comme le sont les Urcéolaires, ou le migrateur d'un Péritriche sessile, elle s'écartait des uns comme des autres par son extrême aplatissement, son asymétrie et son hétéropolarité.

La présence d'autres Péritriches dans les mêmes mues invitait à examiner, tout d'abord, l'hypothèse qu'il s'agissait d'un migrateur. Il y avait là deux *Vorticelles* solitaires à pédoncule très contractile et un *Epistylis* à arbuscules rigides.

Des deux premières, l'une était de petite taille, incolore, et présentait des caractères si banaux que je n'ai même pas cherché à l'identifier; l'autre, plus grosse, de couleur jaunâtre, avait sa cuticule formée d'une double lame, l'intérieure lisse, l'extérieure finement mamelonnée et confusément striée, entre lesquelles on voyait des granules jaune brunâtre. Des nombreuses espèces marines, libres ou commensales, que Kahl (1935) a soigneusement revisées, c'est de la *Vorticella punctata* Dons (1917), phorétique sur l'hydraire norvégien *Diphasia abietina* que la seconde paraissait se rapprocher le plus.

Quant au Vorticellien colonial, il était porté sur un pédoncule de fort calibre, rigide, une, deux, au plus trois fois dichotomisé, strié longitudinalement sur toute ou partie de sa longueur, le plus nettement cependant à l'extrémité des

branches, et présentant, de place en place, de simples plis annulaires ne cloisonnant pas sa cavité. Je n'y ai pas vu de cordon contractile ou spasmonème.

Les individus eux-mêmes ne présentaient aucun caractère remarquable (fig. XI, 1) : forme générale campanulaire, plus grande longueur au niveau du disque. Péristome à un seul tour, mais centré d'un petit mucron (1). Cuticule très finement striée transversalement et sans granulations. Sur certains individus, vers le tiers postérieur, une strie plus large qui correspond à l'infraciliature permanente de la frange aborale.

J'ai retrouvé chez les Balanes de l'Étang de Thau, à Sète, une forme si proche de celle des Balanes de Woods-Hole, que je n'ai pas cru pouvoir l'en distinguer. La seule différence notable est l'existence, chez la première, d'un spasmonème dans le pédoncule et ses dichotomies. De calibre plus faible et moins régulier que celui des Vorticelles, ce cordon est continu, mais rarement complet. Il n'atteint jamais la base du tronc commun et, dans la plupart des colonies, n'existe plus que dans les branches, unissant deux à deux les individus de la dernière dichotomie. D'autres n'en portent qu'un court tronçon suspendu à la scopula. Beaucoup en sont complètement dépourvus. Tous paraissent cependant tout à fait normaux. Ce spasmonème ne fonctionne que très rarement et sa constriction ne produit qu'un minime raccourcissement du tronc et un plissement léger et irrégulier des pédoncules.

L'existence d'un spasmonème continu devrait faire de ce *Péritriche* un Vorticellide et plus précisément un *Zoothamnium*, mais la faiblesse, la labilité, l'inconstance de cet organe marquent une tendance à la régression ou un défaut de développement qui, un peu plus accentués, feraient de l'Infusoire une *Epistylis*. C'est d'ailleurs ce nom que j'ai appliqué à l'Infusoire américain dans une courte note préliminaire (1930). Je le conserverai ici provisoirement, quoique, pour KAHL, l'absence d'un cordon contractile soit le caractère qui sépare les *Epistylidae* des *Vorticellidae*.

Mais ce qu'on observe ici de cet organe me paraît réduire de beaucoup sa valeur en tant que caractère générique, et plus encore en tant que caractère familial. On verra d'ailleurs bientôt que des espèces des deux genres ont en commun d'autres traits dont nous aurons à apprécier l'importance relativement à celle du précédent.

Du point de vue spécifique, nos Infusoires ne répondent exactement à aucune des formes de *Zoothamnium* et d'*Epistylis* revisées par KAHL (1934) dans ses *Ciliata libera et ectocommensalia* du *Tierwelt der Nord und Ostsee* et dans ses *Peritricha* du *Tierwelt Deutschlands* (1935). C'est du *Zoothamnium hydro-*

(1) Quoique KAHL ne le représente dans aucun des Péritriches marins qu'il a figurés, ce mucron est d'existence assez commune dans le groupe pour qu'il ne puisse constituer un caractère distinctif important. J'ajoute que j'ai souvent vu ce mucron surmonté d'une boule hyaline et je me demande s'il n'y a pas là l'orifice de quelque glandule intracellulaire.

biae de HOFKER (1930), phorétique sur les *Hydrobia* (Prosobranches) du Zuiderzee, et du *Z. carcini* S. KENT 1881, des *Carcinus moenas*, qu'il semble se rapprocher le plus. Mais son arbuscule, moins ramassé que chez le premier, est moins élancé que chez le second. Ses caractères majeurs résident dans la structure de son migrateur, qui n'est autre que la forme qui fait l'objet de ce travail et en considération de laquelle je le dénomme *Epistylis horizontalis* n. sp.

Avant de passer à son étude, je dirai quelques mots de son hôte et de son mode de vie sur lui.

B. — Relations de l'« Epistylis horizontalis » avec les Balanes.

A Woods-Hole c'est chez le *Balanus eburneus* A. GOULD, dont je dois la détermination au très aimable curateur du Musée, M. GRAY, que j'ai observé l'*Epistylis horizontalis*. Elle restera le type de l'espèce. A Sète, c'est sur les *Balanus amphitrite* DARWIN, de l'Étang de Thau, que se trouve en abondance la forme à spasmonème incomplet. Je l'identifie cependant à la première comme genre et espèce, au moins provisoirement, en raison de l'identité de leurs migrateurs. C'est grâce à elle que j'ai pu compléter cette étude. Par contre, je ne l'ai point rencontrée sur les *Chthamalus* de la même localité, ni sur ceux de Banyuls.

Quand on déplisse avec soin, sous le microscope, une mue de Balane, on se rend compte de ce que l'Infusoire est localisé à la région de cette mue qui revêtait la cavité palléale du Crustacé. En conservant dans l'eau non courante mais aérée d'un cristallisoir un lot de Balanes, on se procure facilement nombre de ces mues, en raison de la grande fréquence de l'exuviation chez ces animaux. Il est facile d'en surprendre qui sont en voie d'expulsion. C'est dans celles-ci qu'on est à peu près assuré d'observer des sédentaires en train de se métamorphoser en migrateurs.

Le phénomène, qui ne dure guère que trois quarts d'heure, peut être suivi de bout en bout sur des fragments de mue placés entre lame et lamelle. On peut voir alors les troncs isolés, ou les branches des arbuscules, couronnées d'organismes aplatis formant avec leur support des figures d'un style étrange (fig. XI, 6). Il n'est cependant pas toujours simultané chez tous les individus, tant s'en faut, mais il paraît devoir affecter finalement la plupart d'entre eux. Il se produit certainement aussi en dehors de la mue, car si l'on resèque le tégument de la cavité incubatrice d'une Balane vivante, on observe assez souvent des individus en métamorphose. Et si l'on conserve les fragments reséqués en eau propre, on en voit augmenter le nombre, sans que toutefois le phénomène se généralise.

Les migrateurs détachés glissent sur la chitine de la cavité palléale. Il n'y a guère de doute qu'en dehors de la période de mue ils puissent se fixer sur le même hôte. Au moment de l'exuviation, servis par leur aptitude à glisser sur les surfaces, qui semble dominer leur capacité de nager en pleine eau, ils

peuvent, en errant sur les Balanes et leur substratum inerte, retrouver facilement leur gîte. Ajoutons que chez les deux Vorticelles qui accompagnent notre *Epistylis*, la métamorphose paraît plus longue à se déclencher, quoiqu'elle soit beaucoup moins profonde, puisqu'elle n'affecte qu'à peine la forme du corps, qui reste campanulaire et symétrique.

C. — Morphologie du migrateur.

Il a la forme générale d'un *Chlamydodon*, ou, pour tirer une comparaison d'un domaine plus connu, celle d'une Patelle qui serait dépouillée de sa coquille.

De même que varie la taille du sédentaire, celle du migrateur oscille en longueur entre 70 et 80 μ. La largeur est environ la moitié de la longueur et l'épaisseur son quart.

Par des mises au point successives on peut se rendre compte de toute l'organisation. Examinons un de ces individus par la face inférieure, c'est-à-dire celle qui porte la frange aborale et la scopula, celle qui, chez les Urcéolaires, correspond à la ventouse (fig. XI, 3). Nous considérons comme antérieur le pôle qui est en avant dans la progression.

Le contour est subrectiligne à gauche, nettement convexe à droite; les deux pôles sont arrondis, l'antérieur à plus petit rayon que le postérieur. Cette asymétrie latérale et cette hétéropolarité sont encore plus marquées dans le contour de la sole plantaire saillante (fig. XI, 3) que délimite le sillon aboral. Subconcave à gauche, il est très convexe à droite. On remarquera les contours différents qu'il dessine en avant et en arrière et le fait que là il s'avance beaucoup plus qu'ici vers la marge du corps. Cela signifie que le plafond du sillon est là vertical, ici horizontal, comme on le voit d'ailleurs bien sur la coupe optique sagittale (fig. XI, 4). Mais ce qui accentue encore l'hétéropolarité, c'est la position très reculée de la scopula, qui est cepen-

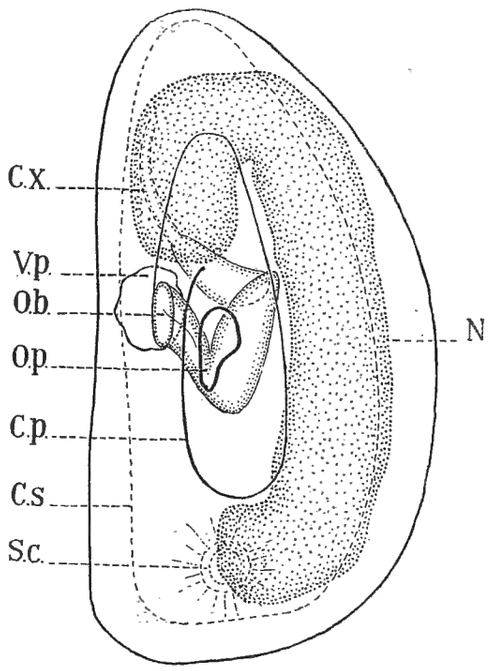


FIG. I. — Schéma de l'organisation du migrateur vu par la face buccale, pour comparaison avec les schémas II et III de l'organisation du sédentaire et pour servir aussi à l'interprétation de la figure **2**.

O.p. = orifice du péristome; *C.p.* = contour du péristome; *O.b.* = orifice buccal; *Cx.* = extrémité du cytopharynx; *V.p.* = vacuole pulsatile; *N.* = macronucleus; *S.c.* = scopula; *C.s.* = contour de la sole plantaire (= lèvre interne du sillon aboral).

dant, chez le sédentaire, par excellence, le centre de symétrie du corps; elle est formée de deux cercles concentriques. Le premier finement est ponctué de granulations en quinconce. Le petit, qui marque l'insertion du spasmonème, n'existe pas chez tous les individus. A l'extérieur du grand cercle la cuticule présente des plis radiaires et une fine striation circulaire. Mais ces stries, très tassées vers l'arrière, s'espacent, au contraire, largement vers l'avant.

Le sillon aboral circonscrit exactement la sole plantaire. Regardé par la face ventrale, il est bien visible en arrière et sur les côtés, mais très peu en avant. C'est que, nous l'avons vu, il passe là sur la tranche du corps et se trouve masqué par sa lèvre inférieure. Le plafond de ce sillon est finement strié, normalement à son axe et sur toute son étendue (fig. XI, 2), comme l'est le sillon périphérique d'un *Chlamydodon*. Ces stries, manifestes *in vivo*, sont bien imprégnées par l'argent. Elles donnent insertion à autant de rangs de cils. Mais ceux-ci ne sont pas agrégés en membranelles. Ils sont longs et flexueux. Ils battent par ondes qui, vues par la face scopulaire ou inférieure, se déplacent dans le sens anti-horaire (1). Le mouvement de ces ondes, vu à un faible grossissement, simule le battement de cirres et accentue la ressemblance de l'Infusoire avec un Hypotriche.

Une mise au point sur le plan moyen du corps montre, un peu en arrière de l'équateur et du côté droit, la vésicule pulsatile, assez volumineuse en diastole et à contour irrégulier, et, très étendu, un piqueté fin et uniforme de microsomes : la masse macronucléaire, large ruban qui occupe toute la moitié droite du corps, et la région antérieure de sa moitié gauche, du fait qu'il décrit antérieurement une courbe en épingle à cheveux.

Déjà, à ce niveau moyen, on aperçoit, sous-jacentes au macronucléus, des lignes délicates qui marquent les limites du pharynx et du péristome. Plus profondément on voit celui-ci dans toute son étendue et, en fin de compte, son orifice apical. Nous ne pourrons bien comprendre le péristome et le cytopharynx qu'après les avoir étudiés chez le sédentaire. La figure XI, 2, qui est une vue ventrale, en indique les contours. Son orifice n'est pas circulaire, mais ovale, à petit bout postérieur déjeté vers la gauche. Sur l'Infusoire posé à plat, il est à peu près exactement à égale distance des deux pôles, mais sensiblement déporté à gauche. Il est, comme la scopula, cerné d'une fine striation, mais qui lui est exactement concentrique sur toute l'étendue de la face supérieure. Il est taillé à l'emporte-pièce et ne paraît guère dilatable. Je n'ai jamais vu le péristome étalé. Tout au plus l'orifice laisse-t-il passer une touffe de cils péristomiens. La conséquence de cet état de contraction permanente est que le migrateur ne se nourrit pas. On n'y voit jamais de gastrioles; sa vésicule contractile

(1) Chez *Chlamydodon*, les stries du fond du sillon, qui correspondent à autant de bâtonnets creux, ne sont pas ciliées.

ne fonctionne qu'à de très rares intervalles. Ne se nourrissant pas, il ne se divise pas (1).

On voit, dans les préparations des mues, ces migrateurs glisser sur les surfaces ou nager en pleine eau. Le glissement s'effectue sur la sole plantaire, sous l'effet de la ciliature aborale. C'est surtout alors, que le Cilié a l'attitude d'un Hypostome, d'un *Chlamydodon* (fig. IX-X). Mais au lieu d'avoir sa bouche (ici son orifice péristomien) sur sa face de glissement, il l'a sur sa face libre. Si l'on veut user, pour désigner ces faces, des termes « ventrale » et « dorsale », la face libre est — puisque buccale — la face ventrale; la face de glissement, la face dorsale. Chez un *Chlamydodon* la face de glissement est la face ventrale et la face libre la face dorsale; d'où la difficulté de réduire l'un des types à l'autre.

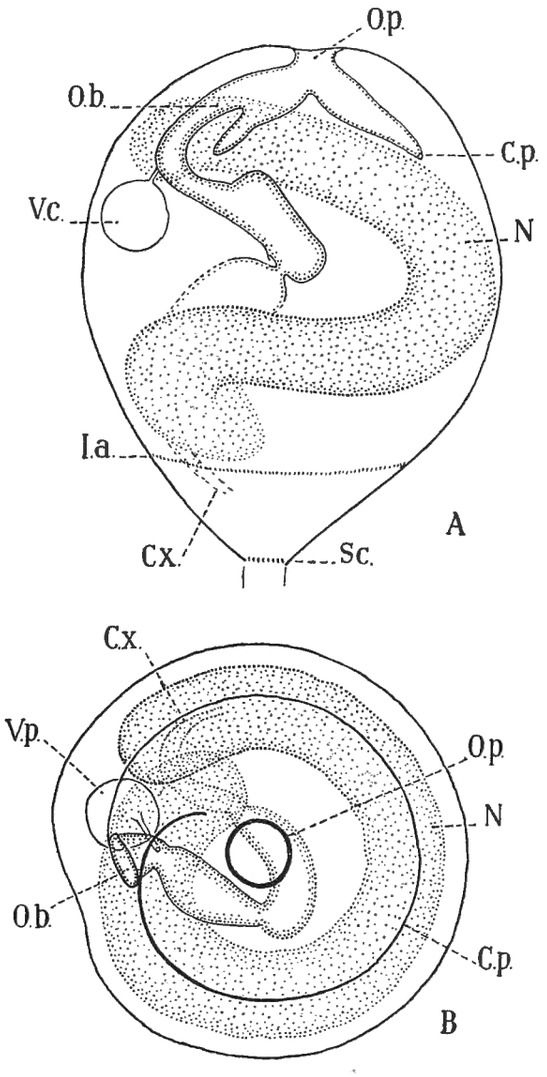


FIG. II. — Schéma de l'organisation du sédentaire vu de profil, et par le pôle antérieur, dans la même position, pour comparaison avec le schéma I de l'organisation du migrateur.
O.p. = orifice du péristome; *C.p.* = contour du péristome; *O.b.* = orifice buccal; *Cx.* = extrémité du cytopharynx; *N.* = macronucleus.

(1) Il me faut m'expliquer sur cette formule, qui paraîtra — surtout aux biologistes auxquels nos travaux sont familiers — en contradiction avec un ensemble de faits et une thèse que seul, ou en collaboration avec A. LWOFF, j'ai exposée à plusieurs reprises et encore tout récemment (CHATTON et LWOFF, 1936): c'est que l'arrêt de la nutrition déclenche la multiplication. Mais il est entendu que dans tous les cas de ce genre il s'agit d'organismes parasites ou subparasites, à nutrition hypertrophique et se trouvant en cet état un peu théorique que j'ai appelé « synénergide ». Autrement dit, encore, ce sont des organismes à multiplication inhibée, soit par une charge trophique particulièrement lourde, soit sous l'influence des humeurs de l'hôte. Tel n'est pas le cas ici, où nos Epistylis se trouvent dans les conditions trophiques des Ciliés libres, et dont la division s'effectue, comme chez ceux-ci, lorsque la croissance a sensiblement doublé le volume du corps. A défaut de cette croissance, la scission est supprimée, ainsi qu'il advient chez notre migrateur, dont la bouche n'est plus fonctionnelle.

Quand le migrateur nage, il parcourt un trajet relativement rectiligne, mais en tournant autour de l'axe de progression, comme si son pôle antérieur y était attaché. On le voit fréquemment s'immobiliser sur un support et, y adhérant par sa scopula, tourner autour de ce point d'attache dans le sens anti-horaire. Cette attitude semble correspondre aux tentatives qu'il fait pour se fixer.

D. — Genèse du migrateur à partir du sédentaire.

Extérieurement et abstraction faite de l'architecture fondamentalement asymétrique du cytopharynx et du péristome, qui s'imprime aussi sur le noyau, le sédentaire ne présente aucune trace d'asymétrie. Il faut y relever la position des organes pour en suivre les changements pendant la métamorphose. Le plan repère sera le plan buccal, c'est-à-dire celui qui passe, d'une part, par l'axe du corps, joignant le mucron apical du disque péristomien à la scopula et, d'autre part, par l'orifice buccal. Le péristome est sensiblement circulaire, mais son bourrelet cilié n'est pas, on le sait, fermé en cercle sur lui-même. Ses deux extrémités, recourbées vers l'intérieur, sont en tangence. La courbe buccale est surplombée et en partie recouverte par la courbure apicale, qui se continue sur un demi-tour et délimite ainsi le disque ou champ frontal. Au niveau de la tangence le contour transversal du corps accuse une légère dépression.

Orientons le plan buccal parallèlement à notre propre plan frontal. Considérons les rapports des organes, d'une part, sur l'individu vu en coupe optique verticale (fig. II, A), d'autre part, sur l'individu vu en coupe optique horizontale par son péristome (fig. II, B), tous deux orientés de telle sorte que la bouche soit à notre gauche. Regardons aussi le migrateur orienté de même (fig. I). Les similitudes sautent aux yeux : celle de la forme générale : concavité à droite; celle des courbures nucléaires et des courbures péristomiennes. Seuls la bouche et le cytopharynx ont subi une légère rotation que fera saisir la confrontation des figures I et III.

De la comparaison du migrateur (fig. I) et du sédentaire en élévation ressort l'importance du tassement vertical qui s'effectue pendant la métamorphose. En somme, celle-ci affecte beaucoup moins l'organisation interne que la forme extérieure. Tous les stades de la transformation de cette dernière s'observent et s'interprètent aisément *in vivo*. J'ai même eu la chance de pouvoir observer la métamorphose du migrateur en sédentaire, dont les images sont beaucoup plus rares.

Le premier signe de la transformation est la disparition des gastrioles, l'élimination des résidus alimentaires et la fermeture du péristome.

En même temps le corps commence de s'aplatir suivant son axe, ce qui s'accompagne d'un processus singulier : le cercle aboral, devenu sillon, s'enfonce profondément dans le corps, ou semble le faire, par suite d'une considérable excroissance de ses deux lèvres, qui forment un épais bourrelet au pôle

postérieur. Continuant de se développer, ce bourrelet se rétrécit autour du pôle, comme l'ectoderme autour du blastopore, dans une gastrulation épibolique (fig. III, A). Le cytoplasme périscopulaire faisant de même, la scopula se trouve, elle aussi, plongée en plein pôle postérieur et y entraîne le tronçon proximal du pédoncule. Celui-ci paraît alors surgir de l'orifice d'une bourse, rétréci par le plissement de sa marge (fig. XI, 5). Puis, en quelques minutes, surgit de cet orifice, mais d'un seul côté du pédoncule, le côté tourné vers le cytopharynx, à droite du plan buccal du Cilié, une intumescence volumineuse qui tout d'abord ne paraît pas striée (fig. III, B). Le Cilié, continuant de s'aplatir, allonge en pseudellipse son cercle aboral à l'intérieur duquel l'excroissance se fond progressivement dans la surface inférieure générale, qui s'aplanit et repousse de plus en plus la scopula vers l'arrière, déterminant l'espacement des stries précédemment concentriques. Ainsi se constitue la sole plantaire du migrateur.

Au pôle libre, au contraire, l'orifice péristomien reste sensiblement médian, tandis que le corps s'y allonge dans le sens antéro-postérieur, tel que nous l'avons défini plus haut.

Le sillon aboral est fortement déplacé en avant jusque sur la tranche du corps aplati. La légère dépression du bord péristomien au niveau de la bouche du sédentaire donnera, en s'accentuant, la dissymétrie latérale du migrateur. L'hypertrophie de la moitié droite du pôle aboral crée l'hétéropolarité. L'aplatissement, qui ne survient qu'après cette hypertrophie, fait le reste.

Ainsi, de la comparaison statique du migrateur et du sédentaire, et de l'étude de la transformation de celui-là en celui-ci, résulte cette notion que, mise à part la poussée cinétosomienne et ciliaire du cercle aboral, commune à tous les migrateurs et microgamètes des Péritriches, il n'y a là aucun des remaniements intimes, disons micellaires, qui caractérisent les métamorphoses vraies. Le migrateur est simplement un sédentaire dont la symétrie s'est trouvée

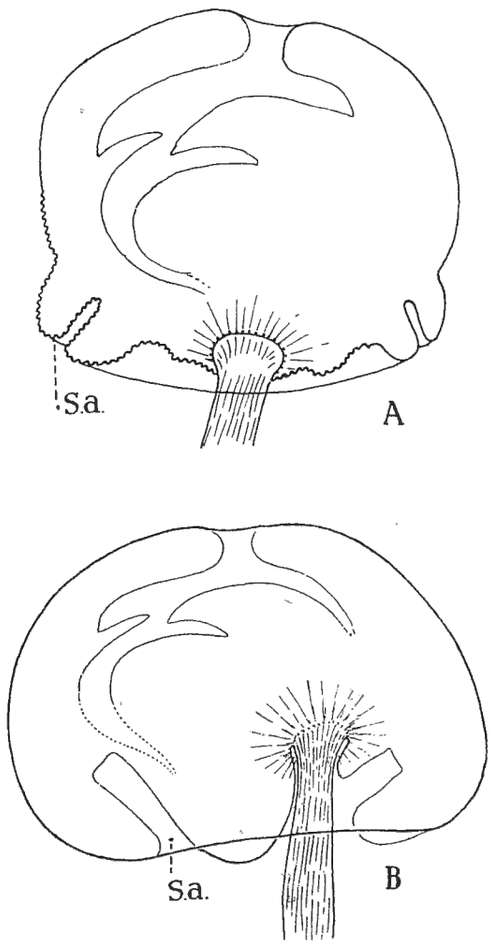


FIG. III. — Deux stades dessinés en coupe optique, à la chambre claire, de la transformation d'un sédentaire en migrateur. — *A*, formation du sillon aboral et étalement du pôle scopulaire du corps. — En *B*, sillon aboral invaginé et formation de l'excroissance antérieure à la scopula. Comparer à la figure V.

altérée du fait de son aplatissement. Mais cette altération de la symétrie n'est pas de sens quelconque. Les axes et les plans de l'architecture du migrateur sont strictement déterminés, non seulement dans l'espèce, mais certainement aussi, on le verra, pour tout un groupe d'espèces, exactement comme le sont ceux d'un Hypostome issu d'un Pleurostome, d'un *Chlamydodon* issu d'une *Nassula*.

E. — La question de la division du migrateur et du sens de la division chez les Péritriches.

Un Hypostome, comme *Chlamydodon*, se divise normalement à son axe de locomotion, règle dont, seuls parmi les Ciliés, s'exceptent les Péritriches, qui sont réputés se diviser longitudinalement. On a l'impression que si notre migrateur se divisait, il le ferait comme le *Chlamydodon*. Sa division serait aussi transversale. Il était intéressant de se demander si le plan de clivage, dans une telle scission, affecterait par rapport à l'ensemble de l'organisation du migrateur les mêmes rapports qu'affecte avec celle du sédentaire la division dite longitudinale de celui-ci; auquel cas cette division ne le serait qu'en apparence et due seulement au développement en hauteur du sédentaire. J'ai essayé de traiter cette question avec précision. Mais les remaniements profonds, accompagnés de rotations, que subissent le péristome, le complexe buccal-vacuolaire et la ciliature orale avant la scission, et qui sont encore mal connus dans leurs détails chez les Péritriches, sont des obstacles à la solution claire de cette importante question, qu'il ne faudra pas perdre de vue.

F. — Autres Péritriches à migrateurs horizontalement polarisés.

Depuis que je connais le migrateur d'*Epistylis horizontalis*, j'ai porté mon attention sur les migrateurs des Péritriches qui me sont passés sous les yeux, sans toutefois les rechercher méthodiquement. Cette prospection superficielle m'a cependant montré que l'*Epistylis horizontalis* n'est pas une exception dans le groupe et que les caractères de son migrateur ne sont pas liés à l'habitat de cette forme dans la cavité palléale des Balanes. Il y a sur les *Limnoria lignorum*, Isopodes abondants dans l'Étang de Thau, où, comme partout, ils se creusent des loges tubulaires dans les bois immergés, à côté d'autres épibiontes (*Microfolliculina limnoriae* [Giard], *Cothurnia* sp., etc.) un *Zoothamnium* vrai, c'est-à-dire à pied très contractile, à une seule dichotomie, et dont le migrateur est à peu près identique à celui que je présente ici.

Entre les appendices de la face ventrale des *Spheroma serratum* de la même localité se trouve une *Epistylis* dont le pédoncule, sans spasmonème, ramifié une ou deux fois seulement, est si gros et si court qu'il constitue à chaque individu une sorte de coupe ou de coquetier dans lequel semble reposer l'Infusoire. Le migrateur de cette *Epistylis*, moins aplati, moins allongé et plus symétrique que le nôtre, fait transition entre celui-ci et les migrateurs cylindriques.

Sur les arbuscules du *Bugula Sabatieri* CALVET du canal des Salins de Villeroy, je trouve enfin un *Zoothamnium* à pédoncule pauvrement ramifié, peu contractile, mais muni d'un spasmonème complet, dont les migrateurs présentent des caractères intermédiaires entre ceux de l'*Epistylis* des Sphéromes et ceux de l'*Epistylis* des Balanes, mais plus proches cependant de ceux du dernier. On voit que le migrateur type *E. horizontalis* n'est même pas lié à la phorésie ou à l'inquilinisme sur les Crustacés. L'est-il à ces deux conditions en général? C'est ce qu'une prospection étendue devra montrer.

Les différents migrateurs ainsi entrevus paraissent d'une structure aussi uniforme, les degrés de l'aplatissement et de l'asymétrie mis à part, que le sont les sédentaires des espèces auxquelles ils appartiennent.

G. — Comparaison du migrateur type « horizontalis » avec ceux d'autres Péritriches.

Je ne connais pas d'exemples, dans la bibliographie, de Péritriches produisant des migrateurs aplatis asymétriques et hétéropolaires. Il y a bien une figure d'EVERS (1873, pl. XXX, fig. 19) représentant un migrateur de *Vorticella nebulifera* quelque peu asymétrique. Mais il ne semble s'agir là que d'une faute de dessin, car ce migrateur a évolué en un kyste lenticulaire, circulaire; l'auteur attribue d'ailleurs à la même Vorticelle des migrateurs cylindriques à symétrie axiale. Mais la bibliographie des Péritriches est très vaste et très dispersée et j'avoue sans honte que je n'ai pas pris la peine de la dépouiller par le menu. J'ai cru cependant devoir interroger deux des meilleurs connaisseurs des Infusoires, mon collègue et ami FAURÉ-FRÉMIET, professeur au Collège de France, qui a une si belle expérience des Péritriches, et M. A. KAHL, de Hambourg, dont on connaît la récente, si complète et si judicieuse revision. Tous deux m'ont répondu n'avoir, ni personnellement, ni par la bibliographie, notion de l'existence de migrateurs du type de celui qui nous occupe. Les classiques et les auteurs de mémoires capitaux représentent les migrateurs et les microgamètes semblables au sédentaire, généralement plus allongés qu'eux, et cylindriques jusqu'à devenir vermiformes.

Il ne faut cependant pas omettre de rappeler que les Urcéolaires sont des Vorticelles souvent fort aplaties qui se déplacent en glissant sur les surfaces au moyen de leur frange aborale, qui encercle une sole circulaire plus ou moins squelettisée. Leur exemple est intéressant en ce qu'il montre que l'aplatissement ne s'accompagne pas nécessairement d'asymétrie, d'hétéropolarité et de polarisation locomotrice. Mais, inversement, je puis affirmer que l'acquisition de l'asymétrie bilatérale chez un Péritriche n'est pas non plus liée à l'aplatissement du corps. Je vise ici le cas, le seul que je connaisse, de l'*Ellobiophrya donacis*, ce curieux Péritriche suspendu par une boucle aux barreaux de la grille branchiale des Acéphales, qu'A. LWOFF et moi avons découvert et étudié en 1929.

L'existence de deux jambes, disposées dans un plan subperpendiculaire au plan buccal, et le renflement de la face buccale en un ventre saillant, détermine l'asymétrie bilatérale. Chez le migrateur, la poussée, suivant le plan buccal, d'une gibbosité au pôle scopulaire a aussi pour effet d'excentrer fortement la scopula. Il ne semble pas d'ailleurs qu'on puisse découvrir de similitude entre l'asymétrie de cette forme et celle du migrateur de notre *Epistylis*. Mais la connaissance du premier nous importe beaucoup, parce qu'il passe au cours de son développement par deux phases distinctes : la première où, attaché à la souche par une tigelle scopulaire axiale et unique, il a la forme cylindroïde et la symétrie axiale ordinaire; la seconde, où libéré et commençant de développer avant sa fixation les organes de celle-ci, il acquiert sa symétrie bilatérale. L'asymétrie est donc ici secondaire, liée au mode de suspension du sédentaire, suspension qui ne peut être elle-même considérée, Lwoff et moi y avons déjà insisté, que comme une acquisition adaptative au sens purement lamarckien du mot.

II. — LE PROBLÈME DE LA PHYLOGÉNIE DES PÉRITRICHES ET LA SIGNIFICATION DES MIGRATEURS HORIZONTALEMENT POLARISÉS

A. — Examen critique des caractères généraux des Péritriches.

Par la structure de leurs formations ciliaires, les Péritriches sont des Holotriches. On ne peut pas dire qu'ils soient plus, ni même aussi spécialisés que bien des formes de ce groupe : les *Dysteridae* parmi les Hyspostomes, les *Microthoracinae* parmi les Trichostomes, et les Thigmotriches les plus évolués. Ils constituent cependant, par leur nombre et par la très grande uniformité de leurs caractères, un grand groupe homogène sans relations avec les autres et plus isolés d'eux que ne le sont, par exemple les uns des autres, les Holotriches, les Hétérotriches et les Hypotriches. Leurs caractères spéciaux sont, dans l'ordre apparent de leur importance :

1° La conformation conique, campanulaire ou cylindrique de leur corps, affecté d'une symétrie axiale extérieure et vraisemblablement liée à leur fixation par un pôle;

2° Masquée par cette symétrie externe, une asymétrie anatomique foncière de principe sénestre ou anthoraire (v. p. 926);

3° Leur ciliature aborale de course sénestre, formée d'une cinétie externe simple ou *haplocinétie*, et d'une cinétie interne composée ou *polycinétie*;

4° La contractilité de leur pôle libre, susceptible de se fermer en diaphragme au-dessus de la bouche et du péristome;

5° Leur ciliature aborale circulaire, normale à l'axe de la symétrie externe et représentée actuellement par une seule frange (*cyclocinétie*), vestige d'une ciliature somatique complète, formée de cercles non ciliés parallèles à cette frange et couvrant toute la surface du corps;

6° Leur organe de fixation aboral, polaire, à stéréocils : la scopula;

7° Leur vacuole pulsatile antérieure, débouchant dans le cytopharynx;

8° Leur scission longitudinale parallèle à l'axe de symétrie externe, axe de fixation;

9° L'organisation des migrateurs et des microgamétocytes, identique à celle des sédentaires;

10° La natation de ces formes vagiles, bouche et frange aborale en arrière, péristome fermé.

Mais ce n'est là qu'une énumération qui ne peut se passer de certains commentaires :

1° et 2° C'est une notion admise que la symétrie axiale est liée à la vie sessile et que son axe coïncide avec celui de l'organe de fixation. Les *Ancistrumidae*, qui sont fixés par leur pôle antérieur, les *Stentoridae* et les *Tintinnidae*, qui le sont par leur pôle postérieur, ont tous pris, ainsi que les Péritriches, la même attitude, que j'appellerai verticale (puisque leur grand axe est normal au support), et la même symétrie externe par rapport à cet axe. Mais dans tous ces car il faut se demander si fixation et symétrie sont primaires ou secondaires. Pour ce qui est des *Ancistrumidae* il n'y a aucun doute que la fixation soit secondaire et ait conduit des formes nettement asymétriques et aplaties, comme les *Ancistruma*, à des formes coniques et à subsymétrie axiale comme les *Boveria*. Pour ne pas dériver de formes aussi aplaties, les *Stentoridae* et les *Tintinnidae* n'en sont pas moins beaucoup plus franchement symétriques que les formes vagiles les plus proches. Le fait que, chez les *Péritriches*, la symétrie n'est que superficielle et couvre une asymétrie anatomique très marquée semble indiquer qu'elle est secondaire.

3° La frange adorale a été jusqu'ici dite dextre (Péritriches dexiotriches) par rapport à celle des Spirotriches (Hétérotriches, Hypotriches), définie comme sénestre. Zick (1928) et Kahl (1930) ont déjà fait remarquer, et je le souligne à mon tour, l'illogisme d'une pareille qualification : Elle vient de ce qu'on prenait comme point initial de la frange la bouche « considérée comme sommet morphologique du corps » (Delage et Hérouard, 1896). Or, il est bien évident que lorsque la bouche émigre, comme elle le fait dans la série orthogénétique des *Nicollellidae* (Chatton et Pérard, 1921), du pôle antérieur à l'équateur (*Nicollella*), puis au pôle postérieur (*Collinina*), et sans qu'en soient affectés, ni la forme générale du corps, ni le sens de sa locomotion, ni la desmodexie (v. p. 926), les points auxquels elle s'arrête ne peuvent, en aucune manière, être considérés comme les sommets morphologiques du corps. La preuve en est que le pôle antérieur et le pôle postérieur restent les lieux de convergence des cinéties. La bouche est d'ailleurs réunie au premier par un sillon ou par des

cinéties différenciées, qui marquent son sillage (1). Celui-ci doit donc être suivi dans son sens morphogénétique, qui, chez les Péritriches, est sénestre, si l'on considère comme antérieur leur pôle buccal. Il va de soi que si nous renversons l'application des termes, en ce qui concerne les Péritriches, nous qualifierons la courbe adorale des autres Ciliés de dextre au lieu de sénestre. Mais pour éviter tout malentendu, je n'utiliserai ici les termes dextre et sénestre que dans leur acception ancienne et n'userai, pour désigner les courbes adorales, suivant le principe exposé ci-dessus, que des vocables : *horaire* et *anthoraire*, qui se réfèrent au sens de la succession des heures sur le cadran, image toujours présente à l'esprit (= *clockwise* et *anticlokwise senses* des auteurs anglo-saxons).

L'observateur est sensé progresser toujours sur la courbe dans le sens et du côté que commandent les conventions (Delage et Hérouard, 1896, p. 454) et surtout les données morphologiques du problème.

4° Des cercles à infraciliature généralement complexe existent chez pas mal de Ciliés, en particulier chez les Holotriches Prostomes des deux familles des *Didinidae* et des *Metacystidae*. Fauré-Frémiet montre nettement qu'ils sont constitués là par des systèmes de stries (nous disons maintenant *cinéties*) méridiennes ou subméridiennes alignées entre deux parallèles, où, de la cinétie entière, ils sont souvent seuls à porter des cils. Mais l'infraciliature de la cinétie n'en existe pas moins bien évidente sur toute sa longueur. J'appellerai ces cercles-là des *pseudo-cercles*, par opposition aux cercles vrais, qui sont constitués, comme chez les Acinétiens, par des cinéties, au sens de Chatton et Lwoff (v. p. 928), fermées sur elles-mêmes. Telle paraît bien être la valeur du cercle aboral des Péritriches et peut-être aussi des stries beaucoup plus fines et non ciliées, parallèles à lui, qui ornent presque constamment leur surface (v. p. 932).

7° Chez les Ciliés, le siège primitif de la vacuole pulastile est au pôle postérieur, d'où elle émigre en un point quelconque de la seconde moitié du corps. Mais elle n'émigre dans la région antérieure et au voisinage de la bouche que chez certains Ciliés (les *Ancistrumidae* parmi les Holotriches, tous les Péritriches et les *Stentoridae* parmi les Hétérotriches), qui sont précisément des formes fixées à symétrie axiale.

8° En fait, le plan de scission, puisqu'il est le plus souvent parallèle au plus grand axe du corps, qui est l'axe de la symétrie externe, doit être qualifié de longitudinal. Comme tel il fait exception, non seulement à ce que montrent les autres Ciliés, mais encore à la loi générale d'O. Hertwig. Mais il faut remarquer que lorsque le Péritriche s'aplatit suivant son axe, comme le font certaines Vorticelles et les Urcéolaires, la formule « scission longitudinale » perd déjà

(1) Fauré-Frémiet (1905) avait déjà fait l'hypothèse que le mamelon apical du disque des Vorticelles pourrait représenter la bouche primitive et que, dans cette hypothèse, la spire devrait être suivie à partir de son extrémité libre et serait par conséquent sénestre (= anthoraire).

beaucoup de son sens. Elle le perdrait complètement s'il était démontré que chez des formes aplaties et horizontalement polarisées le plan de scission est normal au nouvel axe de progression, lui-même parallèle au substratum. Le fait que, chez les Holotriches et les Hétérotriches sessiles, et chez ceux-là seulement, l'acquisition de la symétrie axiale et la migration d'arrière en avant de la vacuole pulsatile s'accompagnent du passage de la scission transversale équatoriale — qui est celle de tous les Infusoires — à une division plus ou moins exactement longitudinale) la progression parallèle et simultanée des deux phénomènes s'observe nettement dans la série évoluée des Ancistrumidés — Hypocomidés), est, à mon sens la meilleure raison de penser que, chez les Péritriches, où coexistent les trois caractères, ceux-ci y sont d'acquisition secondaire.

9° et 10° La natation, bouche en arrière, péristome fermé, paraît le mode normal de progression, morphologiquement parlant, puisque c'est celui de tous les Péritriches vagiles, d'une manière permanente (Urcéolaires, *Opisthonecta*) ou, d'une manière temporaire (migrateurs, microgamétocytes). Doit-on en conclure que la bouche est morphologiquement postérieure, comme le pensent un certain nombre d'auteurs? C'est ce dont nous discutons page 928.

B. — Examen et discussion des conceptions relatives à la phylogénie des Péritriches, et introduction de notions nouvelles.

a) Théories de Bütschli et de Fauré-Frémiet. — Abstraction faite d'une spéculation sans base ni intérêt de Lachmann (1856), nous nous trouvons en présence d'une théorie de Bütschli (1888) dans laquelle joue la *Licnophora*, considérée alors comme Péritriche sénestre (aujourd'hui comme Hétérotriche), et d'une thèse de Fauré-Frémiet (1905-1924) suivant laquelle les Ancistridés pourraient être, par l'intermédiaire de l'*Hemispeira*, à l'origine des Péritriches.

Bütschli était en vérité plus préoccupé de montrer comment on peut concevoir le passage du péristome horaire des Hétérotriches et des Hypotriches au péristome anthoraire des Péritriches, que d'établir une phylogénie. La *Licnophora*, alors considérée comme « Péritriche sénestre » à cercle aboral de fixation. lui paraissait propre à fournir le schéma de ce passage. La théorie a été critiquée par Wallengren, par Delage et Hérouard, qui l'ont bien exposée, et par Fauré-Frémiet. Je renvoie le lecteur à ces auteurs. Je remarquerai simplement que la *Licnophora*, qui est un Hétérotriche, apparenté aux Stentors et aux Folliculines, par conséquent un Cilié très évolué, ne peut en aucune manière être considérée comme étant à la base d'un groupe de véritables Holotriches et qu'il paraît plus simple de chercher l'origine du péristome anthoraire des Vorticelles dans un système adoral de même courbe ou de courbe indéterminée, que dans un système qui est fondamentalement enroulé en sens inverse dans toutes les formes d'un vaste groupe.

C'est d'ailleurs ce que pensait Fauré quand il choisit, à cause de sa frange

péristomienne tenue pour dextre, l'*Hemispeira* de Fabre-Domergue, comme pouvant constituer un jalon entre les Holotriches Ancistridés, et par conséquent les Holotriches en général et les Péritriches. Il avait en outre deux excellentes raisons pour ce faire : 1° L'*Hemispeira* présente l'ébauche d'une ciliature circulaire sous forme de cinéties parallèles au péristome et déjà en partie fermées sur elles-mêmes (fig. IV, 4); 2° Comme tous les Ancistridés (fig. IV, 1-4), elle est fixée par les cils d'une aire aborale spécialisée (aire thigmotactique de Chatton et Lwoff 1922*a*), qui pouvait à bon droit être considérée comme une scopula.

b) Discussion de la théorie de Fauré-Frémiet. — Au moment où Fauré conçut ces relations, les Ancistridés étaient encore fort peu connus. Leur pôle de fixation, que Maupas tenait pour postérieur, est sans aucun doute, Issel (1903), l'a montré, le pôle antérieur. Les preuves en sont : 1° que toutes les formes du groupe nagent ce pôle en avant; 2° que dans cette situation les cinéties présentent, conformément à la règle reconnue par Chatton et Lwoff (1935*b*), la *disposition desmodexique* (1); 3° que, des formes les plus primitives (*Ancistridés*) aux plus évoluées (*Boveria, Hemispeira*), on voit la bouche, d'abord subéquatoriale (et sans doute primitivement polaire), émigrer progressivement au pôle postérieur, entraînant avec elle ses deux cinéties prostomiennes (fig. IV, 1-4). Si le pôle de fixation est antérieur, le pôle oral ou péristomien est postérieur.

Dès lors, si l'on considère le pôle péristomien d'une Vorticelle comme antérieur, sa courbe péristomienne étant anthoraire, la spire péristomienne de l'*Hemispeira* sera postérieure et horaire et non, comme on l'a pensé à tort, antérieure et anthoraire.

Les deux systèmes sont donc irréductibles l'un à l'autre. Ils le restent d'ailleurs si l'on admet, en considération du sens de natation du migrateur cylindrique des Péritriches, que leur péristome est postérieur. En ce cas, on a bien deux péristomes postérieurs qui paraissent, de prime abord, tous deux de sens horaire. Mais si celui de l'Ancistridé l'est bien en effet, celui du Péritriche ne l'est plus; car sa spire ne serait plus prostomienne, mais métastomienne (ce dont il existe pas mal d'exemples chez les Holotriches). Et elle devrait donc être suivie de la bouche vers son extrémité libre, et, par conséquent, dans le sens anthoraire (v. schémas 5-9, fig. IV).

---

(1) Chatton et Lwoff (1936*b*) ont montré que les *cinéties*, qui sont la partie essentielle des stries ciliaires et se composent d'un alignement de cinétosomes — granules basilaires des cils — unis par un filament, le *cinétodesme*, se présentent dans tous les cas qu'ils ont étudiés ou revisés, de telle manière que ce dernier court toujours à la droite des cinétosomes dans la cinétie orientée comme le Cilié et censée tourner le dos à son axe (fig. V). Il résulte de cela que deux cinéties méridiennes diamétralement opposées dans un même plan ont leurs cinétosomes, l'une d'un côté, l'autre de l'autre côté de ce plan.

Une autre règle, celle de l'*autonomie des cinéties*, sur laquelle les mêmes auteurs ont insisté, qui n'est en réalité qu'un corollaire de la précédente, mais qui se vérifie partout, c'est que les cinéties ne sont jamais en continuité aux pôles par leurs extrémités. Mais elles peuvent l'être par l'argyrome, dont Chatton et Brachon (1935) ont montré qu'il s'agit d'un système tout à fait indépendant du cinétome ou ciliature + infraciliature.

Je ne puis cependant considérer tout ceci comme écartant définitivement les Ancistridés, ou leurs ancêtres, de la généalogie des Péritriches. Si le fait relaté par WALLENGREN (1894*a*) est exact, que, chez les *Licnophora* en division, le nouveau péristome, d'abord anthoraire, se déroule pour devenir horaire, le sens d'enroulement de la spire n'aurait plus la valeur absolue qu'on lui accorde aujourd'hui. Et alors pourraient intervenir dans le rapprochement des Péri-

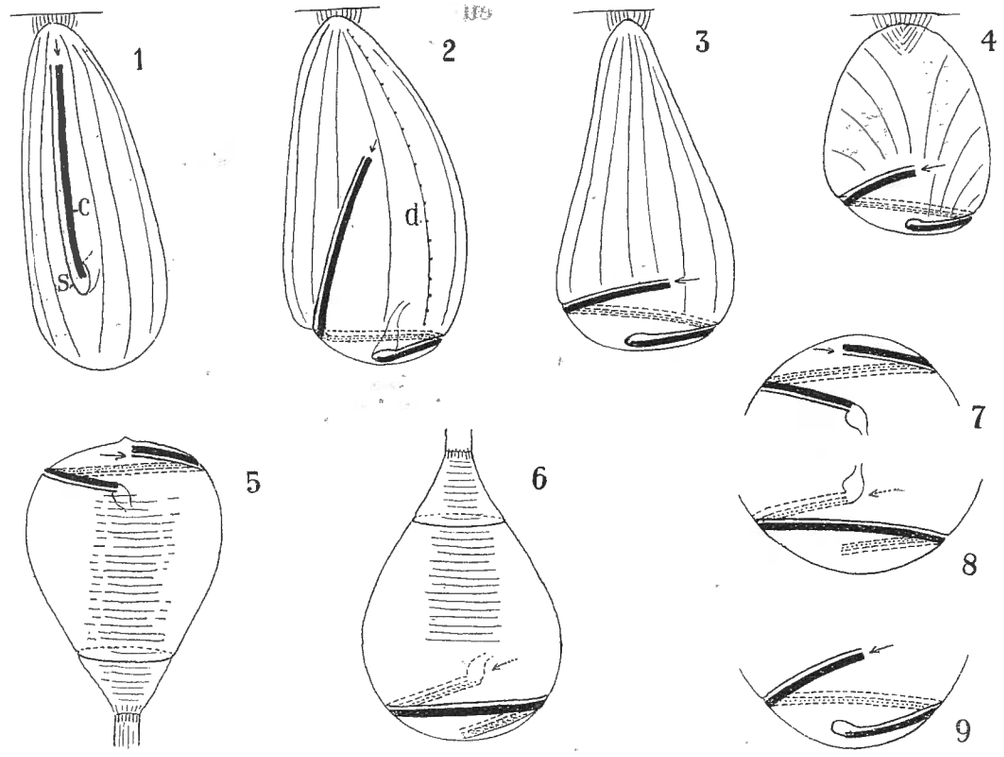


FIG. IV. — Diagrammes montrant comparativement les éléments qui composent l'infraciliature orale et générale des Ancistrumidés (**1-4**) et des Péritriches (**5-6**) et l'irréductibilité, en l'état actuel de nos connaissances, des uns aux autres.

1. *Ancistrum*, **2**. *Proboveria*, **3**. *Boveria*, **4**. *Hemispeira*, série orthogénétique où l'on voit la rétrogradation de la bouche suivie de ses deux cinéties prostomiennes : une simple (*s*) et une composée (*c*), jusqu'à leur enroulement en spire horaire (ou dextre) au pôle postérieur. En **2**, la *desmodexie* est représentée sur une cinétie (*d*). En avant, la ciliature thigmotactique. L'aire, elle-même, étant dorsale, est invisible, sauf partiellement chez *Hemispeira*.

5. Une Vorticelle, le pôle oral ou péristomien en avant. La spire prostomienne, dans cette position, est *anthoraire* ou *sénestre* et constituée aussi par une cinétie composée (*c'*) et par une cinétie simple (*s'*). Mais celles-ci sont disposées à l'inverse de ce que montrent les Ancistrumidés. Zone aborale et stries circulaires (cinéties ?). Scopula.

6. Une Vorticelle, le pôle scopulaire en avant (orientation des migrateurs cylindriques ou verticaux nageant). La spire, qui n'est plus prostomienne, mais métastomienne, doit être suivie à partir de la bouche. Dans ces conditions, elle reste anthoraire ou sénestre comme celle de la figure V, mais ne peut lui être homologuée, ni être homologuée à la spire des Ancistrumidés sénestre et métastomienne, quoiqu'ici les positions respectives de la cinétie simple et de la cinétie composée soient semblables.

7, **8** et **9** permettent de confronter de plus près les trois spires : **7**, de la Vorticelle, pôle buccal en avant; **8**, de la Vorticelle, pôle buccal en arrière; **9**, des Ancistrumidés.

triches et des Ancistridés certains caractères de ces derniers qui créent vraiment une saisissante similitude entre les deux groupes : natation bouche en arrière; aire thigmotactique à cinéties s'affrontant par les deux extrémités et prêtes, semble-t-il, à former des cercles comme dans une scopula (ceci dit sous réserve de l'impossibilité signalée ci-dessous); structure du cinétome péristomien, formé de deux cinéties parallèles, l'une externe simple (à une rangée de cinétosomes très tassés), l'autre interne (à deux ou trois rangées de cinétosomes) (Chatton et Lwoff 1936 *b*); siège des vacuoles contractiles au contact du cytopharynx (alors qu'elles sont généralement aborales).

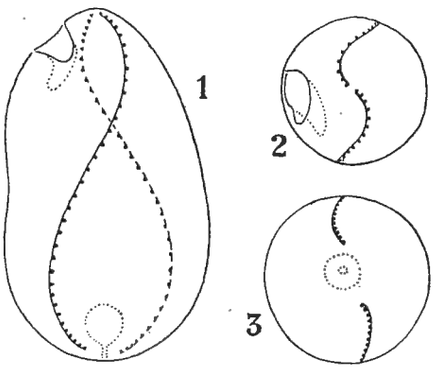


Fig. V. — Diagramme de la desmodexie et de l'autonomie des cinéties. — L'orientation des cinéties est telle que le cinétodesme est toujours à la droite des cinétosomes. Les cinéties sont sans continuité aux pôles, où, du fait de la desmodexie, leurs cinétodesmes alternent par rapport aux cinétosomes. (Fig. de Chatton et Lwoff, 1936 *a*.)

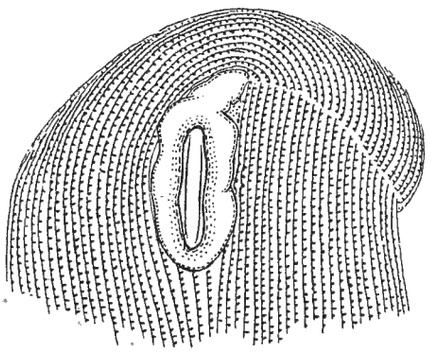


Fig. VI. — *Chlamydodon triquetrus* (O. F. Müller).
Région antérieure de la face ventrale. Champy, hématoxyline au fer. Affrontement des cinéties du champ ciliaire droit et du champ ciliaire gauche. Desmodexie dans toutes les cinéties. En arrière, les cinéties se terminent parallèlement et sans affrontement.

c) Intervention des notions de desmodexie et d'autonomie des cinéties (Chatton et Lwoff). — Il ne resterait donc plus, pour parachever une honorable assimilation, qu'à expliquer le passage de la ciliature méridienne de l'*Ancistrum* à la ciliature circulaire du Péritriche. Fauré, qui a bien mesuré à la fois l'importance et la difficulté du problème, en a résolu une première partie en montrant les stries nettement méridiennes de l'*Ancistrum* devenues subparallèles chez l'*Hemispeira*, où elles n'ont plus qu'à se fermer sur elles-mêmes pour former des cercles parallèles au péristome. Je connais mal l'*Hemispeira*, mais nous pratiquons depuis pas mal de temps, A. Lwoff et moi, les autres Ancistridés et considérons comme fort possible ce mouvement des cinéties. Il est déjà amorcé chez la *Plagiospira* (Chatton et Lwoff, 1936 *c*). Par contre, nous n'avons aucune notion de la constitution, chez les Ancistridés, ni même chez les formes les plus évoluées du phylum orthogénétique des Thigmotriches, d'un champ unique de cinéties qui pourraient se fermer sur elles-mêmes par soudure de leurs extrémités. Partout où le cinétome ne couvre plus toute la surface du corps, il est formé de champs parallèles différenciés et à peu près symétriques, dont les extrémités peuvent s'affronter plus ou moins intimement.

Or, étant donnée l'importance que nous attachons à la règle de la desmodexie, il nous serait impossible de concevoir que des cinéties de deux champs opposés, s'affrontant par leurs extrémités, pussent entrer en vraie continuité; car l'une des moitiés étant desmodexique, l'autre ne le serait pas.

Il faudrait admettre que, chez l'*Hemispeira*, l'un des champs ayant disparu (ce qui est le cas chez pas mal d'Holotriches), les cinéties de l'autre tendent à se fermer sur elles-mêmes, comme elles le font chez les Acinétiens.

On remarquera que, dans ce cas, l'orientation des cinéties doit être uniforme dans tout le cinétome, c'est-à-dire que toutes les cinéties doivent avoir leurs cinétosomes portés d'un même côté, oral ou aboral (ou scopulaire), du cercle cinétodesmien.

Dans le cas de l'affrontement de deux champs méridiens ou subméridiens on peut concevoir de manière analogue la formation d'une ciliature circulaire. Je demande de pouvoir m'y arrêter quelque peu, car elle mène à de curieuses constatations de fait.

Pour être objectifs, considérons, par exemple, un Holotriche Hypostome tel qu'un *Nassulidae* ou un *Chlamydodontidae*. La différenciation de la ciliature en deux champs, déjà bien indiquée chez les premiers, où la ciliature couvre encore tout le corps, l'est bien davantage chez les seconds, où la face ventrale est seule ciliée. Les deux champs sont inégalement développés. Le droit, prépondérant, contourne la bouche en avant, et à son niveau et à sa gauche affronte le champ gauche (fig. V, 3). En arrière les cinéties des deux champs courent parallèlement et se terminent librement, ou bien, épousant la courbure de la marge, elles marquent une tendance à s'affronter là aussi.

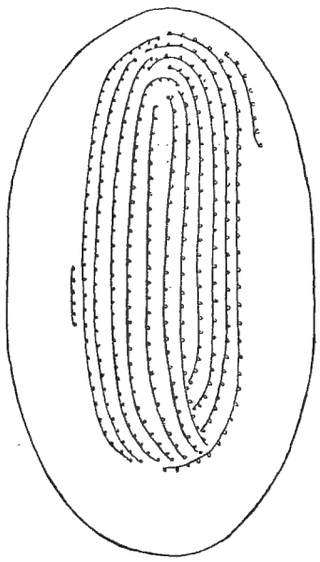


FIG. VII.

Hypocoma parisitica GRUBER. Individu vu par la face ventrale, montrant les deux champs en affrontement antérieur avec tendance à l'interpénétration et l'affrontement postérieur n'offrant que des possibilités d'interpénétration réduites. Mais partout indépendance des cinéties. (Document inédit de CHATTON et LWOFF.)

Un exemple encore plus beau de ce double affrontement est fourni par les *Hypocoma*, vrais parasites des Vorticelles, des Acinétiens et des Tuniciers, dont la ciliature a été décrite par d'excellents observateurs comme « formée d'ellpises concentriques » (B. COLLIN, 1912, p. 418). Ils ne présentent réellement cependant tous qu'un affrontement double ou simple de deux champs opposés avec, dans certains cas, une tendance à l'interpénétration; par exemple, l'*Hypocoma parisitica* de GRUBER dont j'emprunte la figure VII aux documents inédits de CHATTON et LWOFF (fig. VII).

Revenons aux *Chlamydodon* et, entre autres, au *Ch. triquetrus*, dont voici un dessin à la chambre claire (fig. VI).

On remarquera l'orientation des cinétosomes par rapport au cinétodesme sur la ligne d'affrontement. Pas de soudure possible des cinéties bout à bout à ce niveau. Rien, par contre, ne s'oppose à ce qu'on imagine un accroissement des cinéties en longueur tel que, par manque de place, celles d'un champ s'allongent en s'insinuant entre celles de l'autre, de part et d'autre de la ligne d'affrontement. Le même processus pourrait avoir lieu au pôle postérieur si les champs s'incurvaient l'un vers l'autre. Les deux extrémités d'une même cinétie venant à se rencontrer, la soudure pourrait s'effectuer entre elles sans troubler la desmodexie. Mais dans un tel système circulaire on aura, suivant une alternance plus ou moins régulière, qui dépend de celle des interpénétrations des cinéties, des cinétosomes portés sur les cinétodesmes, soit du côté de la bouche, soit du côté opposé. Dans les schémas ci-joints l'alternance a été supposée tout à fait régulière.

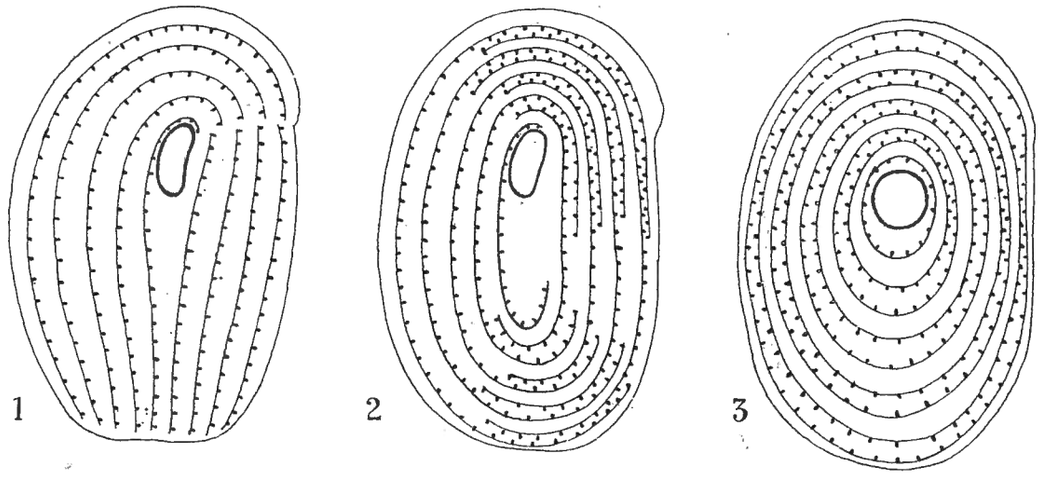


FIG. VIII. — Trois diagrammes montrant un mode possible de passage d'une ciliature subméridienne, du type de celle des *Holotriches Hypostomes*, à une ciliature circulaire du type de celle des *Péritriches*, par interpénétration des champs de cinéties en avant et en arrière, d'où résulte une alternance de la dyssymétrie des cinéties. Alternance régulière dans le cas particulier, mais pas nécessairement telle. Voir figure IX.

d) FAITS INÉDITS RELATIFS AUX PÉRITRICHES. — J'ai eu la curiosité de rechercher si les Vorticelles ne montreraient pas d'indices d'une disposition de ce genre dans leurs systèmes de stries circulaires.

J'ai reconnu trois types principaux de ces systèmes : 1° à stries lisses; 2° à stries anastomosées perpendiculairement à elles-mêmes et formant, avec leurs traits d'union, de petits rectangles; 3° à stries portant des ponctuations sur un de leurs côtés. Les constatations faites sur les trois espèces que j'ai eues de ce dernier type sont fort suggestives : 1° les lignes ne sont que très rarement bifurquées. Elles forment des cercles complets, mais en nombre variable, indépendants les uns des autres; 2° dans un même cercle les ponctuations sont toujours

portées d'un même côté (oral ou scopulaire); 3° il y a dans tous les individus, mais en proportions différentes et séquences diverses, des cercles à ponctuations orales et des cercles à ponctuations scopulaires. Cependant, dans une des trois espèces (que j'ai renoncé à identifier) j'ai observé la prédominance nette de certaines séries. La première des deux suivantes est la plus fréquente (9 individus sur 25).

Série I : 3*o*, 2*s*, 2*o*, 3*s*, *o*, 8*s*, 2*o*, 8*s*, 6*o*, 2*s*, *o*, *c*, *s*, *o*, *s*, *o*, 4*x*=46.
Série II : 2*o*, *s*, 3*o*, 8*s*, 3*o*, 15*s*, *c*, 2*s*, 2*b*, *x*, *s*,=38.

C'est aussi celle où les stries des deux catégories alternent le plus souvent; la seconde, observée sur un seul individu sur 25, est celle où elles alternent le moins souvent. La figure d'imprégnation ci-contre (fig. IX) répondant à la première série, a été dessinée à la chambre claire au grossissement de 1800 diamètres. La lettre *o* indique l'orientation orale; la lettre *s* l'orientation scopulaire des cinétosomes; la lettre *x* une orientation non reconnaissable par insuffisance d'imprégnation; *c* est le cercle aboral.

Mais si suggestives que soient ces constatations, elles n'auraient toute leur valeur que s'il était indiscutablement établi que les stries en question sont ou ont été des cinéties, ce qui impliquerait que, dans les individus d'une même lignée pedigrée (que je n'ai point réalisée jusqu'ici), le nombre de ces stries et les séries qu'elles forment eu égard à l'orientation de leurs ponctuations seraient sensiblement constants.

En vérité je ne crois pas qu'on puisse assimiler les stries du type *3* avec leurs ponctuations, à des cinétodesmes avec leurs cinétosomes. Du fait que, chez la Vorticelle dont il est question ici, et dans d'autres, à stries non ponctuées, les stries se décomposent en granules argyrophiles très serrés, je serais tenté d'interpréter la strie elle-même comme représentant une cinétie formée de cinétosomes très tassés et masquant le cinétodesme — ou en manquant, ce qui est théoriquement possible —, et les ponctuations comme des trichocystes vestigiaux. Dans une autre Vorticelle, à stries ponctuées, je vois, correspondant à chaque ponctuation, un corpuscule fusiforme sous-ectoplasmique que je considère comme un trichocyste. Ici encore ces éléments sont tous disposés d'un même côté d'une même strie et il y a aussi alternance plus ou moins régulière des stries à orientation orale et à orientation scopulaire de leurs ponctuations. Cela est d'ailleurs conforme à ce que nous ont montré toute une série d'Apostomes (Chatton et Lwoff, 1935), — ceux à charge trichocystique ménagée — où les trichocystes sont constamment, comme les cinétosomes, à gauche du cinétodesme. Ils participent, eux aussi, à la règle de la desmodexie.

Cette interprétation a l'avantage de s'appliquer aux différents types de striation des Vorticelles. Celle du type *1* devrait être considérée comme dépourvue de trichocystes actuels ou vestigiaux. Dans celle du type *2* (qui peut sans doute se combiner avec celle du type *3*, à ponctuations) les anastomoses transversales

entre les stries représenteraient des formations argyromiennes (Chatton et Brachon, 1935) (1).

Dans cette question du passage d'une ciliature méridienne à une ciliature circulaire intervient un élément qu'on ne peut négliger : la position de la bouche par rapport au système. Éliminons pour l'instant le cas, qui n'est pas, à ma connaissance, réalisé jusqu'ici chez les Ciliés, où la bouche serait en dehors du système circulaire. Considérons celui des Péritriches, où elle est à son intérieur, comme aussi la scopula. Pour que puisse jouer le mécanisme que j'ai suggéré, il est presque nécessaire de concevoir que l'Infusoire avait préalablement atteint un degré avancé d'aplatissement accompagné d'une localisation de la ciliature sur une des faces.

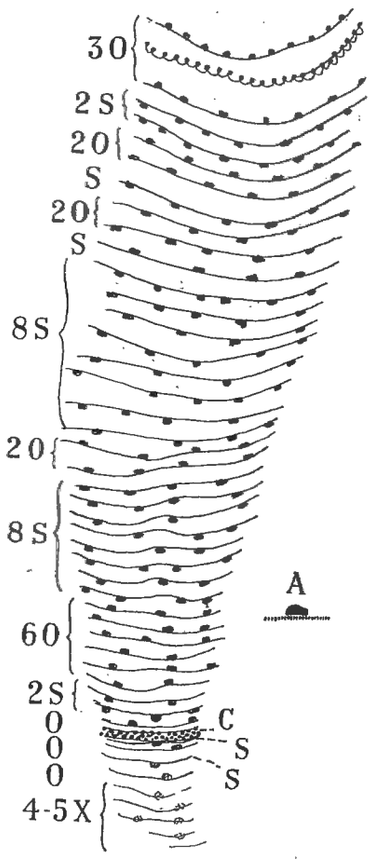


Fig. IX. — Dessin à la chambre claire de la striation circulaire du corps de *Vorticella* sp., suivant un champ méridien. Remarquer l'alternance irrégulière des stries à ponctuations portées du côté oral (*O*), et des stries à ponctuation portées du côté scopulaire (*S*). *C*, infraciliature de la frange aborale. *X*, stries où la position des ponctuations n'a pu être déterminée exactement par suite d'imprégnation argentique insuffisante ×1800. En *A*, strie décomposée en fins granules (×3600).

On peut certes concevoir que les stries puissent s'intercaler les unes entre les autres aux pôles d'un cilié axial à stries parfaitement méridiennes, même abstraction faite de l'obstacle que leur opposerait la bouche terminale. Mais ce processus impliquerait un rebroussement sur elles-mêmes et la fermeture en cercle de deux cinéties opposées et de deux seulement, et il ne pourrait aboutir, à moins de disparition de cinéties, qu'à une alternance parfaitement régulière, qui, nous l'avons vu, est loin de ce que l'on observe.

L'interpénétration fortuite et, par conséquent, plus ou moins régulière des stries de deux champs qui s'affrontent sur une même face, me paraît plus conforme, dans son mécanisme et dans son résultat, à l'idée qu'on se fait des processus naturels.

D'ailleurs, Fauré n'avait-il pas reconnu lui-même la nécessité de prendre comme point de départ de l'évolution des Péritriches l'Ancistru-

(1) Quoi qu'il en soit, je saisirai l'occasion qui m'est offerte d'attirer l'attention sur ces données, que l'on pourra sans doute mettre utilement en œuvre pour la taxonomie du groupe, sinon pour des recherches d'ordre plus général. La question même du mécanisme de la variation du nombre des stries et de leur alternanc dans les séries, chez un organisme qui se divise perpendiculairement à elles se pose immédiatement.

midé qui est le plus comprimé antéro-postérieurement le plus couché sur son support, l'*Hemispeira* ?.

L'attention se trouve ainsi rappelée sur nos migrateurs horizontaux.

C. — Signification du migrateur horizontal. De deux manières de la concevoir.

Lorsqu'on observe vivant le migrateur de l'*Epistylis horizontalis* et sa démarche d'Holotriche Hypostome, et même quand on le compare de plus près à un *Chlamydodon*, on se défend mal de l'impression qu'il pourrait réellement représenter la forme révélatrice des affinités et des origines de ce groupe si fermé que sont les *Péritriches*, et qu'en même temps on expliquerait leur division dite longitudinale, si singulière parmi les Ciliés, en la faisant dériver de celle — qui, naturellement, paraîtrait devoir être transversale (perpendiculaire à l'axe de progression) — du migrateur, comme elle l'est chez le *Chlamydodon*.

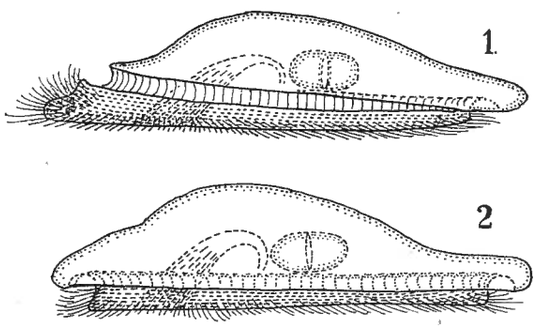


FIG. X. — Vues de profil de deux *Chlamydodon* à comparer avec celle du migrateur d'*Epistylis horizontalis* (fig. IV).

1. *C. obliquus* où le sillon périphérique passe sur la face dorsale.

2. *C. mnemosyne* où il délimite exactement la sole ventrale.

Remarquer la bouche ventrale, le noyau du *type Hypostome* et la sole ventrale entièrement ciliée, tandis que le sillon est nu.

Et tout de suite viennent à l'esprit les cas des Ciliés dont le cycle est fait de l'alternance d'une forme vagile et d'une forme sessile, d'une forme libre et d'une forme parasite : les Acinétiens, les Apostomes, les Thigmotriches les plus évolués tels que les *Sphenophryidae*, et enfin les *Pilisuctoridae*, de découverte toute récente (CHATTON et LWOFF, 1935, 1936*b*). Partout, et jusqu'ici sans discussion, les caractères de la forme vagile ou libre sont considérés comme reflétant l'organisation primitive ou ancestrale. Et combien d'autres exemples de même ordre, et parmi eux de beaucoup plus suggestifs encore, s'offrent à nous dans les deux règnes !

Mais, chez les Ciliés tout au moins, les difficultés se présentent dès qu'on tente de rechercher à quels groupes actuels se rattachent ces formes de dissémination. La solution n'a pu être fournie ni pour les Apostomes, ni pour les *Pilisuctoridae*. Celles qui ont été données en ce qui concerne les Acinétiens ne me paraissent pas définitives et, si les migrateurs des *Sphenophryidae* peuvent être rattachés à coup sûr aux Hypocomidés, et par eux aux Ancistrumidés, c'est que les formes sessiles elles-mêmes sont reliées par toute une série d'intermédiaires entre ces deux familles.

Pour ce qui est des Péritriches, le problème est encore plus complexe,

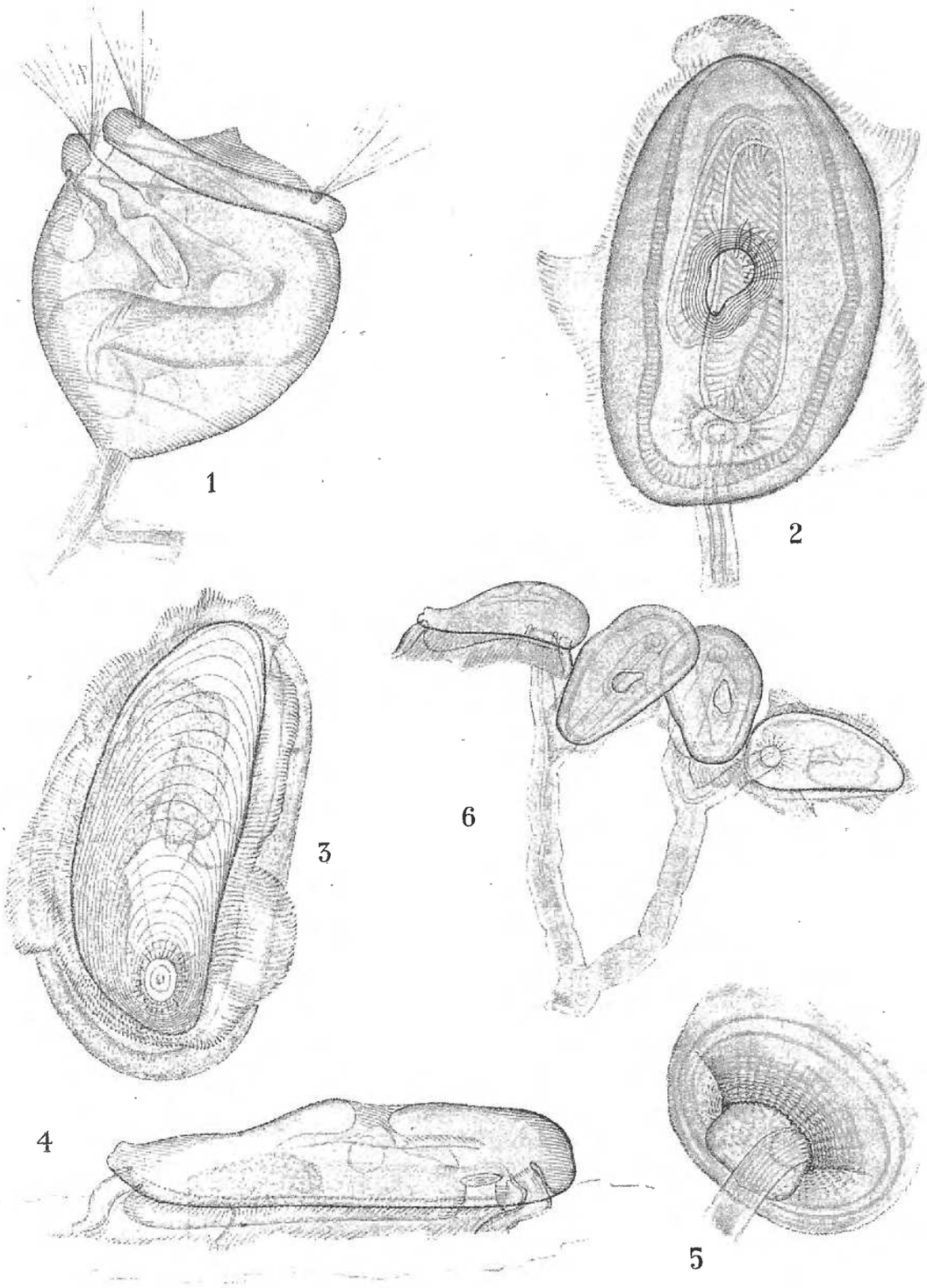
puisque nous nous y trouvons maintenant en présence de deux types différents de migrateurs : les migrateurs que nous pouvons appeler *verticaux*, puisqu'ils ont leur grand axe normal aux surfaces qu'ils abordent, et les migrateurs *horizontaux*, dont le grand axe leur est parallèle. Le problème est aussi quelque peu différent, en ce que, chez les Péritriches, le migrateur le plus fréquent, le migrateur vertical — abstraction faite du cercle aboral, d'ailleurs permanent par son infraciliature ou en totalité (Urcéolaires) — ne diffère en rien de la forme sessile et est aussi purement Péritriche que tous les Péritriches et ne peut servir à la recherche de leurs affinités. Le migrateur horizontal, qui reste, lui aussi, foncièrement Péritriche par son organisation et sa ciliature, a du moins trois caractères qui le rapprochent de tous les Ciliés à différenciation dorso-ventrale marquée : cette différenciation même, l'asymétrie et l'hétéropolarité.

Mais ils n'auront de valeur généalogique que s'ils apparaissent comme primitifs et non d'acquisition secondaire. Nous entrons ici dans un domaine purement conjectural, où il ne nous est cependant pas interdit de disserter.

Posons donc le problème d'une manière précise et objective : ou bien le migrateur horizontal est une altération secondaire de la forme du migrateur vertical, surtout nageur, et qui a fait de lui un glisseur, plus ou moins assujetti aux surfaces. Dans ce cas, c'est un problème d'adaptation ou de mutation qui se pose. Ou bien le migrateur horizontal est la forme primitive à partir de laquelle s'est constitué le type vertical sessile par un processus inverse de celui que révèle l'étude de sa genèse. Et alors c'est surtout un problème de phylogénie qui se présente : découvrir parmi les Ciliés actuels celui auquel, et avec quelque vraisemblance, pourrait se rattacher le migrateur horizontal. Discutons d'abord cette conception.

a) Le migrateur horizontal considéré comme ancestral. — Selon cette conception, c'est parmi les Ciliés à différenciation dorso-ventrale marquée, que nous pouvons appeler aussi « horizontaux », qu'on serait tenté de rechercher l'ancêtre des Péritriches. Il y en a dans tous les groupes. Mais ce sont naturellement les moins évolués qui seuls ici nous intéressent : les Holotriches Hypostomes. Ce sont d'ailleurs eux qu'il évoque à première vue, par son galbe, son allure et certains traits saisissants de sa morphologie; ce sont particulièrement les *Chlamydodontidae*, famille moyenne du groupe. Ce sont des Ciliés horizontaux avec différenciation marquée des deux faces ventrale et dorsale; localisation de la ciliature sur la première, avec affrontement des cinéties, condition supposée de leur *intercalation*; sillon profond complet ou incomplet, mais non cilié, circonscrivant la face ventrale saillante en sole plantaire et pouvant remonter sur le dos en avant.

Mais, à côté de cela : bouche sur la sole plantaire, armée d'une nasse de Gymnostome, sans duplicature ni cinéties péristomiennes, sans traces d'organisation spirale. Vacuole pulsatile postérieure, macronucléus petit, elliptique, subdivisé par un hiatus médian, comme chez tous les Hypostomes. Pas de trace de scopula.



E. Chatton, del.

FIG. XI. — *Epistylis horizontalis* n. sp.

1. Sédentaire normal (voir schéma, p. 919). ×1000.
2. Migrateur, prêt à se détacher, vu par la face postérieure. ×1000.
3. Migrateur libre, vu par la face scopulaire ou plantaire. ×1000.
4. Migrateur, vu de profil, face gauche. ×1000 (comparer aux *Chlamydodon* de la fig. X, **1** et **2**).
5. Poussée de la hernie inférieure qui excentre la scopula, au cours de la transformation du sédentaire en migrateur ×1000 (voir schémas III, *A* et *B* du texte).
6. Arbuscule à deux dichotomies dont les quatre individus sont transformés en migrateurs. ×250.

Certes, je pourrais essayer de montrer que chacun de ces caractères varie à tel point, dans tel ou tel groupe de Ciliés, que l'on pourrait aisément concevoir sa participation à une transformation du *Chlamydodon* en migrateur du type *horizontalis*. Je pourrais évoquer une fois de plus la belle série orthogénétique des *Nicollellidae*, parasites intestinaux des *Cténodactyles*, où la bouche, de primitivement antérieure (type Prostome), passe à l'équateur (*Nicollella*), au pôle postérieur (*Collinella*), pour remonter le long de la face dorsale jusqu'au pôle antérieur (*Pycnothrix*) (Chatton et Pérard, 1921).

Voici quelque chose d'encore plus suggestif : dans une autre magnifique série orthogénétique et adaptative, celle des Thigmotriches, nous voyons la bouche, primitivement antérieure, — comme en témoignent ses cinéties prostomiennes, — devenir équatoriale chez les *Ancistruma* actuels les moins évolués, tout à fait postérieure chez les *Boveria* et les *Hemispeira*, disparaître chez les Hypocomidés (fig. VII) et, enfin, avec elle, mais à divers degrés, sa ciliature propre, se reconstituer nue, à sa place primitive, le pôle antérieur, sous forme de trompe ou suçoir.

Pourquoi ne pas admettre, dès lors, qu'une bouche de *Chlamydodon* ait pu passer de la face inférieure sur la face supérieure et y provoquer l'excroissance péristomienne, et qu'à son ancienne place ait pu se développer la scopula, peut-être aux dépens du reliquat de sa nasse?

On n'exagérera pas la satisfaction que m'inspire cette conception. Quels qu'aient été les étonnements qu'avec A. Lwoff j'ai éprouvés à voir évoluer les Apostomes à travers leurs métamorphoses et leurs hôtes, je suis encore trop habitué à considérer l'organisme comme un tout, pour me permettre de jouer ainsi avec ses pièces démontées.

Je ne suis cependant pas convaincu que l'étude morphologique et expérimentale des Ciliés ne nous révèle point une autonomie très poussée de leurs organes; j'aime mieux dire de leurs « caractères », au sens génétique du mot, autonomie qui cadrerait d'ailleurs bien avec le mécanisme micromérique de l'hérédité.

Et si je viens de laisser aller un peu fort la partie phylogénétique entre les *Chlamydodontidae* et les Péritriches, c'est pour pouvoir dire maintenant que ce qui est inadmissible entre ces deux groupes peut, au moins en partie, se concevoir entre leurs ancêtres moins évolués, et que je préférerais, pour ma part, rechercher ceux des Péritriches, non parmi des formes aussi spécialisées morphologiquement et œcologiquement que les Ancistrumidés, mais parmi les Ciliés libres.

b) Le migrateur horizontal considéré comme forme d'adaptation. — Tout bien compté cependant, notre migrateur horizontal est si loin de n'importe lequel de ceux-ci et si strictement Péritriche, que nous devons revenir à l'idée qu'il pourrait, en somme, ne représenter, par rapport au migrateur vertical, qu'une simple déformation, qui, je le répète, l'assujettit d'autant plus aux surfaces qu'elle le sert moins dans la nage.

Et cette interprétation me soulage de bien des responsabilités encourues ici, sauf de celle des longueurs de ce texte.

Que l'aplatissement du migrateur horizontal soit lié, comme celui des Trichodines, au glissement sur les surfaces, cela ne fait guère de doute. Il a pour conséquence d'étaler au pôle postérieur et par conséquent sur le support, la puissante ciliature du pôle aboral, la seule fonctionnelle chez les formes vagiles, tandis qu'elle reste, chez le migrateur vertical, à distance plus ou moins grande de ce pôle et ne peut guère y servir qu'à la natation. Quant à l'hétéropolarité, elle est sans doute liée à un sens prédominant de la progression, qui ne s'observe point chez les Urcéolaires. Mais par quel mécanisme ont pu s'établir ces relations entre la forme et la locomotion? Les modifications de celle-ci ont-elles précédé la transformation de celle-là, ou inversement, ou bien les deux changements se sont-ils effectués simultanément?

Avant d'aborder d'aussi graves questions, il est nécessaire de connaître la répartition des migrateurs horizontaux dans les genres actuels de Péritriches; de savoir si cette répartition est en concordance ou en discordance avec les coupures systématiques et s'il doit en être tenu compte; et surtout s'il y a une relation, et laquelle, entre l'existence de ces migrateurs et l'œcologie du sédentaire, et la nature inerte ou organisée du substratum de ce dernier.

Station biologique de l'Université de Montpellier, à Sète, Hérault.

BIBLIOGRAPHIE

1889. Bütschli (O.), *Protozoa* in (*Bronn's Thier-Rheich*), Winter, Leipzig.

1912. Collin (B.), Étude morphologique sur les Acinétiens. II. Morphologie systématique. (*Arch. Zool. expér.*, t. I, p. 1-457, 6 pl.)

1896. Delage (*Y.*) et Hérouard (E.), Traité de Zoologie concrète, Schleicher, Paris.

1888-1889. Fabre-Domergue, Note sur deux Infusoires ciliés de la baie de Concarneau. (*Ann. Micrographie*, I, p. 305.)

1905. Fauré-Frémiet (E.), La structure de l'appareil fixateur chez les *Vorticellidae*. (*Arch. f. Protistenk.*, VI, p. 207-226.)

1924. — Contribution à la connaissance des Infusoires planctoniques. (*Bull. Sc. France-Belgique.*)

1930. Chatton (E.), The asymmetrical motile stage of an *Epistylis* and the question of the so-called longitudinal division of the Peritrichous Infusoria. (*The Collecting net*, V, p. 372.)

1935. Chatton (E.) et Brachon (S.), Discrimination chez deux Infusoires du genre *Glaucoma*, entre système argentophile et infraciliature. (*C. R. Soc. Biol.*, CXVIII, p. 399.)

1922. Chatton (E.) et Lwoff (A.), Sur l'évolution des Infusoires des Lamellibranches. Relations des Hypocomidés avec les Ancistridés. Le genre *Hypocomides* n. gen. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 175, p. 787-790.)

1929. CHATTON (E.) et LWOFF (A.), Contribution à l'étude de l'adaptation. *Ellobiophrya donacis* CH et LW., Péritriche vivant sur les branchies de l'Acéphale *Donax vittatus* DA COSTA. (*Bull. Biol. France-Belgique*, LXIII, pp. 321-349, pl. VIII-X.)

1935*a*. — — Les Ciliés Apostomes. I. Aperçu historique et général; étude monographique des genres et des espèces. (*Arch. Zool. expér. et gén.*, 77, pp. 1-453, pl. 1-21.)

1935*b*. — — La constitution primitive de la strie ciliaire des Infusoires. La desmodexie. (*C. R. Soc. Biol.*, CXVIII, p. 1068.)

1936*a*. — — Les *Pilisuctoridae*, Ciliés parasites des poils sécréteurs des Crustacés Edriophtalmes. Orientation et polarité chez les Infusoires. (*Bull. Biol. France-Belgique*, LXX, p. 86-144, pl. III-IV.)

1936*b*. — — La division et la continuité du cinétome chez l'Ancistrumidé *Proboveria loripedis* n. g., n. sp., de *Loripes lacteus*. (*Arch. Zool. expér. et gén.*, LXX, *N.* et *R.* sous presse.)

1921. CHATTON (E.) et PÉRARD (C.), Les *Nicollellidae*, Infusoires intestinaux des Gondis et des Damans et le « cycle évolutif » des Ciliés. (*Bull. Biol. France-Belgique*, LV, p. 87-151, pl. I-III.)

1930-1935. KAHL (A.), WIMPERTIERE oder *Ciliata* (*Infusoria*) in (*Tierwelt Deutschlands*, p. 1-886.)

1933. — *Ciliata libera* et *ectocommensalia* in (*Tierwelt d. Nord u. Ostsee*, 118 p.)

1894. WALLENGREN (H.), Studier öfver Ciliata Infusorien. I. Slägtet *Licnophora* CLAPARÈDE. (*Acta. Un. Lund.*, IV, 48 p., 1 pl.)

1896. — Studier öfver Ciliata Infusorien. II. Slägtet *Heliochona* PLATE, *Chilodochona* n. g. *Hemispeira* FABRE-DOMERGUE. (*Acta Un. Lund.*, IV, 77 p., 4 pl., 10 fig.)

1897. — Bidrag till Kännedomest om Fam. *Urceolarina* STEIN. (*Acta Un. Lund.*, VI, 54 p., 2 pl.)

1928. ZICK (K.), *Urceolaria korschelti* n. sp., eine neue marine Urceolarine, nebst Ueberblick... (*Zeitschr. wiss. Zool.*, 132, p. 355-403, 3 pl., 14 fig.)

SUR QUELQUES PROPRIETES SPECIALES DES MUSCLES ADDUCTEURS DES MOLLUSQUES ACEPHALES EN RAPPORT AVEC LEUR DISPOSITION ET LEUR STRUCTURE

PAR

F. MARCEAU (Besançon).

I. — INTRODUCTION

Dans cette introduction, je rappelle brièvement ce qu'il est utile de connaître des dispositions anatomiques et de la structure des muscles adducteurs pour bien comprendre leurs propriétés.

Les muscles adducteurs sont, comme on le sait, des organes contractiles destinés à produire le rapprochement plus ou moins durable des valves des Acéphales, que l'élasticité de leur ligament d'union tend constamment à écarter l'une de l'autre. Ils ont la forme de cordons courts, à section généralement ellipsoïdale, s'étendant d'une valve à l'autre, où ils s'insèrent directement, sans tendons, et dont la direction est exactement perpendiculaire au plan d'union de ces valves lorsqu'elles sont symétriques.

Les muscles adducteurs sont au nombre de deux, placés près du bord antérieur et du bord postérieur de la coquille. Ils peuvent être à peu près égaux (Dimyaires isomyaires) ou très inégaux (Dimyaires anisomyaires). Enfin, il peut n'y en avoir qu'un seul placé sensiblement au centre des valves (Monomyaires). On considère le muscle des Monomyaires comme provenant de l'adducteur postérieur, qui a émigré progressivement vers le centre des valves en tendant, pour des raisons mécaniques, à s'aligner avec la partie interne élastique du ligament. L'anus est dorsal par rapport à l'adducteur postérieur ou l'adducteur unique des Monomyaires qui en dérive. Chez les Dimyaires, les surfaces d'insertion des muscles adducteurs (impressions musculaires) arrivent au contact avec les impressions palléales, alors que celle de l'adducteur unique des Monomyaires en est isolée.

Chez les Asiphonés, dont le ligament externe, fibreux, est étendu et rigide, et où le mouvement des valves se fait comme celui des plaques d'une charnière,

les distances des axes des muscles adducteurs à l'axe de ce mouvement (ligne cardinale) sont en raison directe des longueurs moyennes de ces muscles, de telle sorte que ceux-ci s'allongent ou se raccourcissent proportionnellement aux longueurs de leurs fibres. Chez les Siphonés, où les valves ont à exécuter des mouvements de bascule autour d'un axe dorso-ventral lors de leur ouverture, pour permettre la sortie des siphons, l'adducteur postérieur, plus long que l'antérieur, est situé à une distance un peu plus petite de la ligne cardinale que ce dernier.

Les muscles adducteurs jouent un rôle très important dans la vie des Acéphales; aussi leur masse est-elle très grande par rapport à la masse totale du corps de ces Mollusques, quand ceux-ci doivent maintenir longtemps leurs valves fermées, s'ils sont exposés à rester longtemps hors de l'eau, ou doivent se déplacer rapidement en utilisant leurs contractions. Les données suivantes, relevées chez quelques Acéphales, ayant des genres de vie assez différents, le mettent nettement en évidence : *Mytilus edulis* 1/66; *Tapes decussatus* 1/9,6; *Ostrea edulis* 1/5,2; *Pecten varius* 1/3,1.

Les muscles adducteurs sont des troncs de cylindre dont la section droite, déterminée par le plan d'union des valves, est généralement elliptique. Leurs bases sont des surfaces planes ou concavo-convexes, lisses ou munies d'aspérités et plus ou moins obliques suivant la convexité plus ou moins grande des valves. La section droite de ces muscles, importante à considérer, peut être obtenue, soit en fixant ces organes dans la position de fermeture des valves, dans lesquelles on a pratiqué des ouvertures et en déterminant leur désinsertion par l'action d'un acide étendu, soit en projetant avec soin le contour de leur surface d'insertion sur une lame de verre appliquée sur les bords d'une de leurs valves. Chez presque tous les Acéphales, les muscles adducteurs sont formés d'une partie dure, opaque, d'aspect nacré et d'une partie plus tendre translucide, d'aspect vitreux. Chez quelques-uns d'entre eux, les muscles sont homogènes et d'aspect nacré (*Mya truncata*) ou vitreux (*Lutraria elliptica, Pholas dactylus, Solen vagina*). Les parties nacrées et vitreuses sont limitées par des surfaces planes ou courbes régulières, en contact direct en général ou séparées par du tissu conjonctif formant une sorte d'aponévrose autour de chacune d'elles (*Pecten*).

En général, les parties vitreuses, nettement plus importantes que les parties nacrées, sont orientées vers les viscères du Mollusque, tandis que les parties nacrées sont orientées vers la périphérie. Comme, d'autre part, les génératrices de la surface cylindroïde d'un muscle adducteur ont une longueur plus grande du côté de l'animal et une longueur plus petite du côté de la périphérie, en raison de la convexité des valves, il en résulte que *la portion nacrée est, d'une façon générale, plus courte que la portion vitreuse.*

Anthony, qui a fait cette constatation, avait même prétendu, étant donnée la forme plus ou moins compliquée des surfaces internes des valves où s'insère un muscle adducteur, pouvoir y indiquer la trace de la surface de séparation des deux parties de ce muscle qui répond à cette répartition des fibres nacrées et vitreuses. Cette supposition d'Anthony est à peu près exacte dans un grand nombre de cas,

mais il est facile d'y trouver des exceptions. Mes recherches ont montré que d'autres conditions interviennent pour déterminer la répartition des fibres des parties nacrées et vitreuses des muscles adducteurs. C'est d'abord la longueur de leurs bras de levier chez tous les Acéphales et en plus chez les Monomyaires la nécessité d'alignement de la partie nacrée avec la direction de la partie interne élastique du ligament d'union des valves. Ainsi qu'on le verra plus loin, en effet, les parties nacrées et vitreuses des muscles adducteurs ont des fonctions spéciales, très différentes dans la fermeture des valves, en luttant contre la résistance élastique du ligament. La partie vitreuse est chargée de les fermer rapidement, tandis que la partie nacrée est chargée de maintenir cette fermeture, une fois celle-ci réalisée.

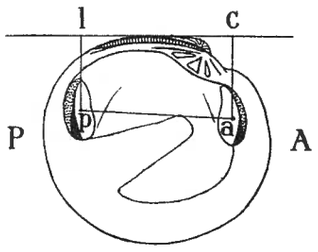


FIG. 1.

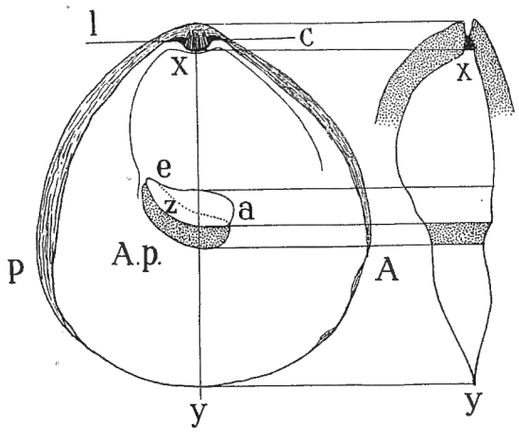


FIG. 2.

FIG. 1. — *Dosinia exoleta*. — *A*, bord antérieur; *P*, bord postérieur; *a* et *p*, axes des muscles adducteurs antérieur et postérieur; *lc*, ligne cardinale. La partie nacrée des muscles adducteurs est pointillée. Les petits triangles en noir renferment des fibres nacrées plus longues que les fibres vitreuses les plus courtes.

FIG. 2. — *Ostrea edulis*. — Mêmes légendes que pour la figure 1. *ae*, ligne limitant une zone *z* de la partie vitreuse du muscle adducteur où les fibres sont plus courtes ou au plus égales aux fibres nacrées situées en *a*; *xy*, direction de la partie interne élastique du ligament d'union des valves. A droite, coupe des valves suivant la ligne *xy*.

La grandeur du bras de levier des fibres de la partie nacrée, autant que leur longueur réduite, favorisera leur action, et il arrive souvent que, s'il existe des fibres nacrées plus longues que les plus courtes fibres vitreuses, leur bras de levier plus grand, dû à leur position, compensera largement la déficience de leur action, due à leur longueur plus grande.

En général, le bras de levier des parties nacrées est plus grand que celui des parties vitreuses, ce qui favorisera la puissance des premières pour maintenir la fermeture des valves et la vitesse de fermeture de ces valves pour les secondes. Chez les Monomyaires, quand le ligament élastique a une direction oblique par rapport à celle de la charnière, le muscle adducteur est excentrique (*Lima*, *Spon-*

dylus). Si elle devient de plus en plus perpendiculaire à la charnière, le muscle devient de plus en plus central (*Pecten varius, Pecten maximus, Placuna sella, Anomia ephippium, Ostrea edulis*). J'ai indiqué, dans quelques figures, accompagnées d'une légende détaillée, quelques dispositions des muscles adducteurs les plus typiques (figures 1, 2 et 3).

La partie nacrée des muscles adducteurs est constituée par des fibres très allongées, à section circulaire ou elliptique, disposées parallèlement à sa direction et serrées les unes contre les autres. Celles qui sont comprises dans la masse du muscle ont leurs extrémités plus ou moins longuement effilées. Celles qui s'insèrent directement sur les valves ont leur extrémité libre, effilée comme les précé-

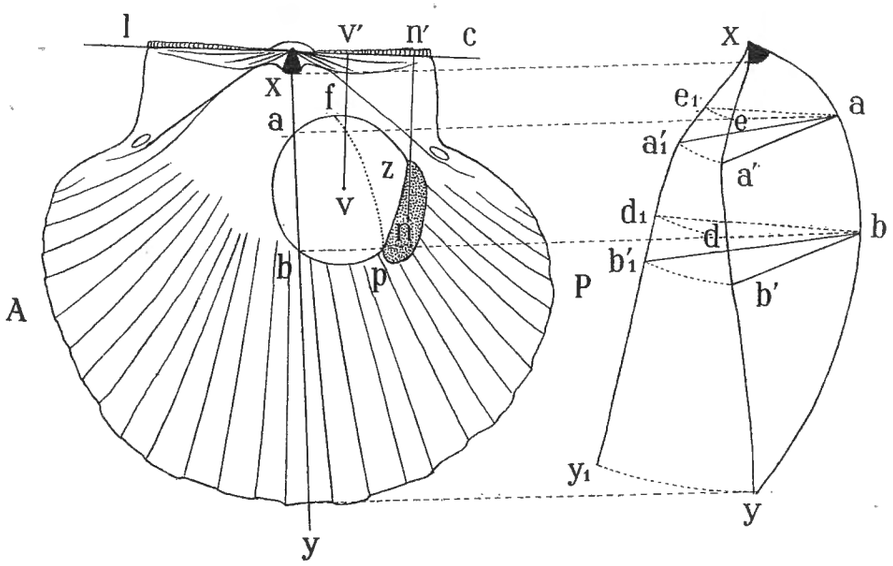


FIG. 3. — *Pecten maximus* Lmk. — Mêmes légendes que pour les figures 1 et 2. *pf*, ligne délimitant dans la partie vitreuse du muscle adducteur une zone *z* où les fibres sont plus courtes ou au plus égales aux fibres nacrées situées en *p*. A droite est une coupe des valves passant par la direction de la partie élastique interne du ligament *xy*, dans les positions de fermeture et d'ouverture des valves, pour montrer l'insertion oblique du muscle adducteur sur la valve plane. On a indiqué les modifications de forme du muscle adducteur pour une ouverture donnée des valves, pris dans la position réelle *ab a'b'* et en le supposant inséré perpendiculairement au plan de la valve plane (position *abed*).

dentes, alors que l'extrémité d'insertion est munie de courtes digitations égales, parfois après une division de leur corps en deux ou trois branches assez longues. Fixées dans la position de rétraction libre du muscle, leur diamètre varie de 8 à 24 μ et leur longueur de 0,5 à 2,5 mm. Dans la position d'extension du muscle, correspondant à l'ouverture complète des valves, il faudrait multiplier les longueurs par 3 ou 4 et diviser leur diamètre par 1,7 ou 2. Ces fibres sont entourées d'un sarcolemme très visible au niveau de leurs coudures ou de leurs ruptures accidentelles, sous lequel sont disposés les noyaux, assez petits. Les fusiformes,

libres, ont en général un seul noyau, tandis que celles d'insertion en ont souvent plusieurs (figures 4, *a* et *b*).

La structure exacte de ces éléments est difficile à bien établir, en raison de

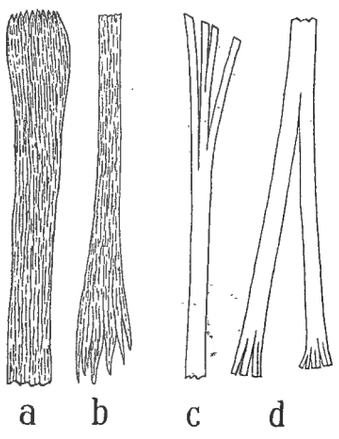


FIG. 4.

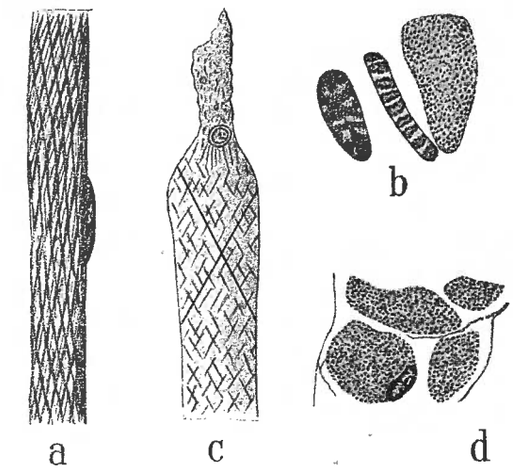


FIG. 5.

FIG. 4. — Extrémités de fibres des muscles adducteurs de quelques Acéphales rétractés librement. Dissociation par l'acide azotique à 20 %. ×150. *a*, extrémité d'insertion aux valves d'une fibre de la partie nacrée du muscle adducteur d'*Ostrea edulis; b*, fibre de la partie nacrée du muscle adducteur postérieur de *Cardium Norvegicum; c*, extrémité d'insertion aux valves d'une fibre de la partie vitreuse du muscle adducteur postérieur de *Tapes decussatus; d*, extrémité analogue d'une fibre du muscle adducteur postérieur (vitreux) de *Solen vagina.*

FIG. 5. — Fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs. — *a*, fragment de fibre du muscle adducteur de *Pecten maximus* (partie nacrée) rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, ×865. Les fibrilles offrent un aspect analogue à celui qu'elles ont dans les fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs de l'Anodonte, mais elles sont plus grosses et leur disposition en réseau à mailles losangiques est encore plus nette. On voit un noyau sous-sarcolemmique. — *b*, coupe transversale de fibres prises dans les mêmes conditions, ×865. Les fibrilles, très nombreuses et très serrées les unes contre les autres, sont groupées parfois en des sortes de colonnettes; *c*, fragment de fibre du même muscle de *Pecten maximus* rétracté librement, dissociation par l'acide azotique à 20 %, ×432,5. Les fibrilles semblent orientées dans deux directions obliques conjuguées par rapport à l'axe des fibres, mais le réseau losangique qu'elles forment est moins net que celui des fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs de la plupart des autres Acéphales. Les éléments des mailles du réseau sont mises au point simultanément, contrairement à ce qui a lieu avec les fibres de la partie vitreuse, ce qui exclut l'idée d'admettre l'existence de fibrilles enroulées en hélices à la surface de la fibre comme dans ces dernières. La fibre, rompue artificiellement au niveau d'un noyau, montre le sarcolemme rétracté; *d*, coupe transversale de fibres de la partie nacrée du muscle adducteur postérieur de *Tapes decussatus* rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, ×865. Les fibrilles sont fines et très serrées les unes contre les autres; dans l'une des fibres on voit un noyau sous-sarcolemmique.

la finesse des fibrilles et de leur peu d'affinité élective pour les matières colorantes. L'examen de coupes transversales colorées à l'hématoxyline ferrique per-

met de voir que les fibrilles, très fines, sont serrées les unes contre les autres et ne laissent entre elles qu'une faible quantité de sarcoplasma (fig. 5, *b* et *d*). L'examen à fort grossissement et avec éclairage oblique, de fibres dissociées, fixées en état d'extension et de rétraction complète par l'acide azotique à 20 %, montre que les fibrilles présentent entre elles des anatomoses et dessinent à la surface des fibres, des mailles losangiques plus ou moins nettes et régulières. Ces mailles sont étroites et allongées dans le sens de la longueur de la fibre et juste soupçonnables si celles-ci ont été fixées en extension et plus larges et bien visibles si elles ont été fixées en rétraction complète. Cette disposition des fibrilles est particulièrement nette dans les fibres du muscle nacré de *Pecten*, où l'angle aigu des mailles losangiques atteint de 30 à 50° en rétraction complète et seulement 5 à 10° en extension. La surface de ces fibres rappelle, en effet, d'une façon très exacte l'aspect des cache-pots à fleurs, constitués par deux séries de baguettes rectilignes assemblées obliquement en sens inverse pour former une surface cylindrique. Pour des variations dans un certain sens de la valeur de l'angle que forment entre elles les deux séries de baguettes, la hauteur et le diamètre du cache-pot varient en sens inverse. Chez d'autres Mollusques, la surface des fibres rappelle plutôt l'aspect du tronc des Pins maritimes, dont l'écorce est fendillée assez régulièrement, les parties saillantes anastomosées représentant les fibrilles (fig. 5, *a* et *c*). Cette disposition des fibrilles, dans les fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs, est très importante à considérer et permet, ainsi qu'il sera dit plus loin, d'émettre une hypothèse très vraisemblable sur le mécanisme du maintien prolongé de la fermeture des valves par cette partie nacrée, en luttant contre la résistance élastique du ligament sans aucune dépense d'énergie.

Les fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs ont la même forme et la même disposition générales que celles de la partie nacrée (fig. 4, *c* et *d*), mais leurs dimensions sont plus réduites. De plus, leur section est souvent une ellipse parfois très aplatie et même rubanée. Fixées en position de rétraction complète du muscle, leur diamètre varie entre 4 et 9 μ et leur longueur entre 0,5 et 1,5 mm. Chez quelques Monomyaires, dont la partie vitreuse présente une striation transversale plus ou moins typique, les fibres ont une section rubanée et présentent entre elles des anastomoses latérales par des branches parfois très fines. Elles constituent dans le muscle une série de systèmes s'étendant dans toute la longueur de celui-ci et constitués chacun par des faisceaux de fibres striées à branches très inégales comme dimensions, anastomosées en un réseau continu à mailles très allongées, comme dans le myocarde des Vertébrés supérieurs (*Pecten, Lima, Spondylus, Anomia*) (fig. 6).

La structure de ces fibres présente des variations en rapport avec la rapidité de la contraction des muscles adducteurs et qu'on peut grouper en trois types :

1° *Fibres à fibrilles parallèles à leur axe et présentant des anastomoses latérales entre elles*, analogues par conséquent à celles de la partie nacrée. On les rencontre dans les genres *Dreissensia, Mya, Mytilus, Pholas, Tridacna*. Dans ce cas,

la partie vitreuse du muscle adducteur a un aspect très voisin de celui de la partie nacrée et se contracte un peu moins lentement que cette dernière.

2° *Fibres à fibrilles lisses enroulées en hélices.* — Elles se rencontrent chez presque tous les Acéphales. Quand les fibres ont une section elliptique très aplatie, ils n'existe qu'un seul système de fibrilles enroulées en hélices, à pas assez grand, autour de la fibre. La vision simultanée des fibrilles sur les deux faces opposées d'une fibre très rapprochées leur donne l'apparence d'une *striation*

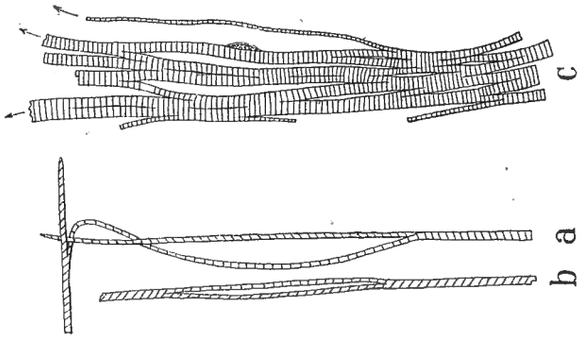


FIG. 6.

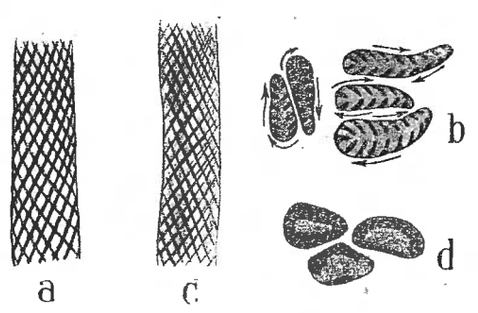


FIG. 7.

FIG. 6. — Fragments du réseau de fibres striées de la partie vitreuse du muscle adducteur de divers Acéphales Monomyaires. Dissociation par l'acide azotique à 20 %. ×150. *a*, fragment de fibres présentant deux extrémités à pointe mousse, probablement libres, chez *Anomia ephippium; b*, fragment de fibre présentant une fente longitudinale chez *Lima inflata; c*, portion de réseau compliqué chez *Pecten maximus*. Les flèches indiquent les branches non brisées sur la préparation. Un noyau ovalaire est accolé à la périphérie de l'une des branches.

FIG. 7. — Fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs. — *a*, fragment de fibre du muscle adducteur postérieur de *Solen ensis*, détaché de ses insertions et rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, ×865. Les fibrilles, enroulées en hélices, se présentent en deux plans superposés, car la mise au point de l'un est toujours plus nette que celle de l'autre; *b*, coupe transversale des mêmes fibres, ×1154. Les fibrilles paraissent grosses et leur trajet hélicoïdal se traduit, lorsqu'on tourne le bouton de la vis micrométrique dans le sens des aiguilles d'une montre, par un déplacement apparent de ces fibrilles dans le sens indiqué par les flèches; *c* et *d*, préparations correspondantes pour le muscle adducteur postérieur de l'Anodonte. Les fibrilles apparaissent moins nettement que chez *Solen ensis* parce qu'il en existe au moins deux assises dans le corps de la fibre, ainsi que le montre la coupe transversale.

doublement oblique, constituée par des mailles losangiques sombres, séparées par les fibrilles brillantes (*Cardium, Solen*).

Quand les fibres sont à section arrondie, il existe plusieurs systèmes superposés de fibrilles enroulées en hélices inverses de même pas (deux au moins et peut-être un nombre pair plus grand). L'examen de coupes longitudinales et transversales de ces fibres, colorées à l'hématoxyline ferrique, ne laisse aucun doute sur la réalité de cette structure (*Anodonta, Dosinia, Lutraria, Mactra, Ostrea,*

Tapes, Unio, Venus) (fig. 7, *a*, *b*. *c* et *d*). J'ai établi, en supposant constant le volume d'une fibre :

a) Que cette disposition héliçoïdale des fibrilles, qui existe aussi, par exemple, dans les fibres du manteau des Céphalopodes, favorise la rapidité de la contraction de ces muscles, c'est-à-dire que pour un raccourcissement donné des fibrilles dans le sens de leur longueur, le raccourcissement de la fibre est plus grand;

b) Que la rapidité de la contraction, toutes choses égales, est en rapport avec la valeur de l'angle de croisement apparent des fibrilles situées sur les faces opposées de la fibre (avec un seul système de fibrilles) ou de deux systèmes de fibrilles superposés. Les Acéphales suivants, classés par ordre de rapidité décroissante de la contraction de leurs muscles adducteurs, présentent aussi des angles de croisement de leurs fibrilles, dans la position de rétraction libre, rangés aussi par ordre décroissant : *Ostrea* 65°; *Cardium* 50°; *Solen* 40°; *Lutraria* 35°; *Dosinia* 27° (voir chapitre IV, fig. 13, 14 et 15);

c) Que le raccourcissement maximum des fibres que peut produire la contraction des fibrilles est atteint lorsque l'angle de leur croisement est de 107°. Si l'angle dépassait cette valeur, il faudrait que la longueur des fibrilles augmentât. Effectivement, je n'ai jamais observé sur des muscles fixés en rétraction libre, d'angle de croisement des fibrilles supérieur à 107°.

Ces faits peuvent être établis théoriquement en construisant une série de cylindres de même volume, ayant des hauteurs décroissant régulièrement, les diamètres correspondants étant calculés en conséquence, et en plaçant à leur surface un système de spires d'hélice dont le pas soit égal aux hauteurs des cylindres. Les longueurs de ces spires, représentant les longueurs des fibrilles, sont égales aux diagonales des rectangles obtenus en développant la surface convexe des cylindres. Ce développement permet la construction facile des projections des spires d'hélice sur un plan parallèle à l'axe du cylindre et la mesure de leur angle de croisement.

3° *Fibres à fibrilles striées parallèles à leur axe.* — Elles existent, comme il vient d'être dit, chez quelques Monomyaires (*Anomia, Lima, Pecten, Spondylus*) et sont en rapport avec des contractions rapides des muscles adducteurs, comparables à celles des muscles squelettiquesdes Vertébrés. Ces fibres, dissociées et surtout examinées en coupes longitudinales, colorées à l'hématoxyline ferrique, présentent des striations de types variés, qui peuvent exister isolés ou associés dans la même fibre ou du moins dans des fibres voisines. Ces types, au nombre de quatre, sont :

a) *Striation transversale type*, avec disques sombres et bandes claires coupées par des disques minces. Dans l'épaisseur d'une même fibre, les striations transversales peuvent être en discordance sur une certaines étendue;

b) *Striation oblique* due à la présence des mêmes éléments, mais disposés dans les fibrilles voisines en rangées obliques par rapport à l'axe de la fibre;

c) *Striation en chevrons* constituée par deux striations obliques voisines dont les directions sont inverses;

d) *Striation doublement oblique* grossière et irrégulière, alternant avec une *striation transversale, oblique* ou en *chevrons.*

Ils résultent de ce que les fibres sont formées par la juxtaposition étroite de petites colonnettes où les fibriles, plus ou moins distinctes, ont leurs éléments correspondants au même niveau ou à des niveaux différents. Les colonnettes se séparent fréquemment d'un groupe pour s'unir à un autre et constituer un réseau continu à mailles étroites et allongées, comme dans le myocarde des Vertébrés et où les fibres ne sont pas véritablement individualisées (fig. 6).

II. — FONCTIONS DES MUSCLES ADDUCTEURS DANS LEUR ENSEMBLE. ROLE SPECIAL DE CHACUNE DE LEURS PARTIES CONSTITUTIVES.

Les muscles adducteurs des Acéphales remplissent une triple fonction :

a) Celle de fermer plus ou moins rapidement les valves ouvertes dans une position quelconque;

b) Celle de les maintenir plus ou moins longtemps fermées en luttant contre l'élasticité du ligament qui tend constamment à les ouvrir;

c) Celle de permettre l'ouverture des valves fermées en laissant agir librement l'élasticité du ligament.

J'ai déterminé d'abord, d'une façon précise, par enregistrement direct, quel est l'état des muscles adducteurs pendant la vie normale de ces Mollusques, c'est-à-dire suivant quel rythme se succèdent, dans le temps, les phases d'ouverture et de fermeture des valves avec leur grandeur et aussi celles de leur maintien dans une position quelconque.

J'ai employé la méthode suivante : on fixe l'une des valves du Mollusque sur un bloc de fer à l'aide de poix de Bourgogne. Près du bord libre de l'autre valve, on perce au foret un petit trou et l'on y introduit un fil, qu'on lie solidement à l'extrémité inférieure d'une tige verticale légère, dont l'autre extrémité est reliée elle-même à la courte branche d'un levier horizontal du premier genre, très mobile, et dont la longue branche inscrit les mouvements sur un cylindre vertical, mû par un mouvement d'horlogerie. On plonge le bloc métallique dans une cuvette contenant de l'eau douce ou de l'eau de mer, qui est renouvelée de temps en temps. Les ouvertures et les fermetures de la valve restée libre se traduisent respectivement par des descentes et des élévations de la plume qui trace des lignes descendantes et montantes plus ou moins obliques. Le cylindre fait un tour complet à volonté en huit jours ou en treize heures. Voici les conclusions qui résultent de ces expériences :

1° Un Acéphale ayant vécu un certain temps hors de l'eau et mis en expérience, ne tarde pas en général à exécuter des mouvements d'ouverture et de fer-

meture d'un rythme assez régulier. L'amplitude de ces mouvements est en général assez grande au début et elle diminue ensuite peu à peu. Leur rythme peut être assez régulier ou bien il peut être rapide au début (1 à 8 par quart d'heure), pour se ralentir ensuite (1 par heure ou même moins). Après une période d'arrêt plus ou moins longue, une nouvelle série de mouvements recommence, en général avec un rythme un peu ralenti jusqu'à ce que les valves atteignent leur position habituelle, ouverture assez grande ou fermeture presque totale.

2° Chez les Acéphales dont les valves sont le plus habituellement fermées (*Anodonta, Cardium, Ostrea, Tapes, Unio, Venus*), la diminution d'amplitude des mouvements porte sur l'ouverture, de sorte que peu à peu les valves arrivent à être à peu près complètement en contact, la distance entre leurs bords, antérieur ou postérieur, atteignant 1 millimètre au plus. Elles exécutent alors, à des intervalles plus ou moins éloignées, de très faibles mouvements d'ouverture et de fermeture de même amplitude, qui finissent par cesser; ou bien, dès que les valves ont été rapprochées, les mouvements cessent brusquement.

3° Chez les Acéphales dont les valves sont le plus habituellement ouvertes (*Lutraria, Mya, Solen*) et dont les muscles adducteurs sont homogènes, la diminution d'amplitude des mouvements porte, au contraire, sur la fermeture, de sorte que les valves bâillent de plus en plus, jusqu'à arriver à une position limite à partir de laquelle la fermeture et l'ouverture ont la même amplitude et se produisent à intervalles plus ou moins éloignés.

4° Les mouvements de fermeture sont en général presque aussi rapides que ceux qu'on provoque par excitation mécanique des bords du manteau et durent de quelques dixièmes de seconde à plusieurs secondes, suivant les espèces, tandis que les mouvements d'ouverture sont extrêmement lents (durent de 1 minute à trois quarts d'heure, suivant l'amplitude). Ces derniers mouvements sont en général continus, mais parfois aussi ils présentent des périodes d'arrêt assez courtes; ils sont saccadés, phénomène à peu près constant et très net chez *Pecten varius*, où la rapidité est bien plus grande que chez les autres Acéphales [1].

Ainsi, alors que les valves d'un Acéphale, presque fermées ou largement ouvertes, paraissent immobiles à la simple observation, elles exécutent, à partir de cette position (spécialement l'ouverture), des mouvements d'ouverture et de fermeture incessants dont l'amplitude et le rythme sont variables. Il résulte de ce fait que les muscles adducteurs des Acéphales ne sont à aucun moment au

[1] Il s'agit ici des mouvements ordinaires d'un animal fixé par l'une de ses valves, car dans les mouvements rapides de natation, la partie nacrée du muscle adducteur n'intervient pas pour ralentir l'ouverture des valves sous l'action de l'élasticité du ligament interne. Ainsi, au cours de la natation, la fermeture des valves ne dure que quelques centièmes de seconde et l'ouverture quelques dixièmes; tandis que s'il reste en place, la durée de l'ouverture atteint plusieurs minutes, celle de la fermeture étant beaucoup plus rapide.

repos complet, tendus plus ou moins par la résistance du ligament élastique interne, dont la déformation varie; ils la surmontent plus ou moins complètement et à intervalles assez réguliers. Le ligament élastique joue en somme vis-à-vis de ces muscles le rôle de muscles antagonistes contrariant constamment leur action, avec une intensité variable. Ces conditions de distension constante, avec contractions et relâchements intermittents, sont très probablement néces-

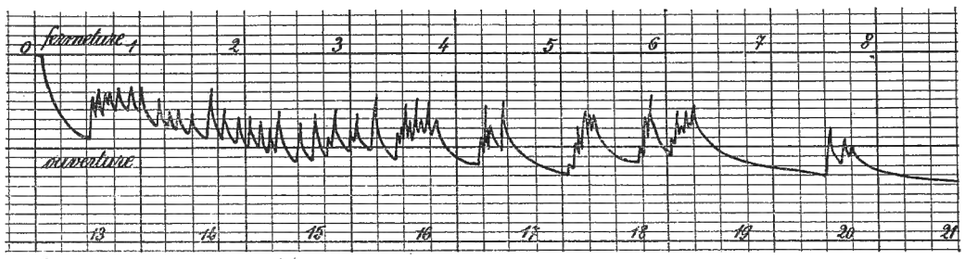


FIG. 8. — Rythme des mouvements de fermeture et d'ouverture de *Lutraria elliptica* placée autant que possible dans les conditions physiologiques. Le temps est marqué en heures. Amplification des mouvements du bord de la valve mobile = 1,7. Mars 1906.

saires à la vie des muscles adducteurs, en accord avec le principe de physiologie générale : « Tout organe qui ne travaille pas s'atrophie » (fig. 8 et 9).

La plupart des Acéphales à muscles adducteurs hétérogènes, sortis de l'eau, maintiennent leurs valves complètement fermées aussi longtemps qu'ils le peuvent, pour ne pas laisser échapper l'eau qu'ils renferment et qui est nécessaire à l'entretien de leur vie. Dans ces conditions, leurs muscles adducteurs résistent à un effort souvent considérable et pendant un temps parfois très long,

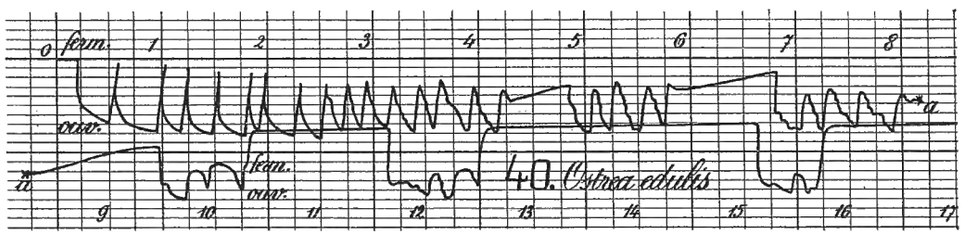


FIG. 9. — Graphique analogue au précédent pour *Ostrea edulis*. Novembre 1905.

ainsi que le montre le tableau suivant, indiquant, pour quelques Mollusques retirés de l'eau, le nombre de jours pendant lesquels ils peuvent rester fermés (2) et l'effort musculaire constant, total ou rapporté à un centimètre carré de surface de section, que doit développer la contraction de leurs muscles adducteurs. En réalité, ainsi que cela sera établi plus loin, la partie nacrée intervient seule

(2) Mollusques placés sous une cloche avec éponge mouillée pour éviter la dessiccation.

pour le maintien de la fermeture des valves. Certains Mollusques, s'étant ouverts une première fois, se refermaient ensuite, pour se rouvrir encore, et ainsi de suite jusqu'à leur mort (*Anodonta, Cardium, Mytilus, Pecten*).

D'autres ne s'ouvraient qu'au moment de leur mort (*Dosinia, Ostrea*). Dans le tableau qui suit, on a compté seulement le temps jusqu'à leur première ouverture. Les expériences ont été faites à la fin de l'hiver 1905-1906.

Nom des Mollusques.	Nombres de jours pendant lesquels ils peuvent rester fermés.	Surfaces de la section droite des muscles adducteurs évaluées en cent. carrés.		Efforts musculaires évalués en grammes par centimètre carré de section.		
		Totale.	Partie nacrée.	Totaux.	Rapportés à la surface totale.	Rapportés à la surface de la partie nacrée.
Anodonta cygnea . .	2 à 3	0,80	0,35	100	125	285,7
Cardium edule . . .	5 à 8	0,35	0,06	25	71,5	416,6
Cardium Norvegicum .	4 à 6	0,90	0,23	130	144,4	565,2
Dosinia exoleta . . .	20 à 30	0,85	0,33	800	941	2400
Mytilus edulis . . .	6 à 8	0,50	0,20	490	980	2450 (*)
Ostrea edulis	20 à 30	1,30	0,58	325	250	560,3
Pecten maximus . . .	2 à 3	10,20	1,20	500	49	416,6
Unio tumidus	2 à 3	0,87	0,23	225	259	978,3

(*) Chez *Mytilus*, la partie nacrée et la partie vitreuse du muscle adducteur postérieur ont un aspect et une structure très voisines et la partie vitreuse intervient notablement pour le maintien de la fermeture des valves; ce chiffre est donc trop élevé.

En examinant les données de ce tableau, on voit qu'il serait antiphysiologique de supposer que les muscles adducteurs font équilibre à la résistance élastique du ligament, parfois considérable, par une contraction active volontaire. Les recherches de Parnas (1910) et de Bethe (1911) ont confirmé ce point de vue d'une façon incontestable. Parnas a constaté, par l'étude du métabolisme respiratoire chez les Anodontes dont les muscles adducteurs restaient contractés en soutenant une charge maximale pendant plusieurs heures, que cet état de contracture ne correspond à aucune élévation du taux de ce métabolisme. Pour exécuter ce travail statique, les muscles adducteurs consomment une quantité d'énergie de l'ordre de grandeur de 10^{-4} à 10^{-5} par rapport à celle qui serait nécessaire à un muscle strié pour soutenir la même charge pendant le même temps. Bethe con-

firme les résultats de PARNAS sous une forme différente : Des Anodontes à l'état de jeûne, dont les muscles adducteurs résistaient à une traction de 500 grammes pendant plusieurs jours, n'ont pas diminué de poids. Pour soutenir une pareille charge, un muscle strié en tétanos devrait brûler neuf fois plus de sucre que n'en renferme la masse totale de ces Lamellibranches. Plus récemment, il a été constaté que le galvanomètre à corde, très sensible, ne décèle aucun courant dans les muscles en état de contracture (sperrung). Il y a donc lieu de rechercher comment ces muscles arrivent à remplir leur triple fonction indiquée au début de ce chapitre.

Les anciens zoologistes, d'après BRONN, avaient remarqué la constitution hétérogène des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales et ils considéraient la partie blanc-nacrée comme une sorte de ligament dont l'élasticité, en luttant contre celle du ligament d'union des valves, permettait à l'autre partie vitreuse de se comporter comme les muscles ordinaires.

Les expériences très instructives de COUTANCE et de JHERING, faites indépendamment en 1878 sur des *Pecten*, ainsi que celles de JOLYET et SELLIER en 1899, ont précisé ces notions. Elles ont montré nettement que, chez ce Mollusque, le muscle principal, d'aspect vitreux, sert exclusivement à fermer rapidement les valves et que celles-ci, une fois fermées, sont maintenues dans cette position par la tonicité du petit muscle nacré qui, cependant, peut se contracter très lentement et assurer cette fermeture. J'ai répété la plupart des expériences de ces auteurs et je suis arrivé aux mêmes résultats.

1. Si, sur un *Pecten* bien vivant et maintenu demi-ouvert, on coupe le petit muscle nacré, immédiatement les valves s'ouvrent complètement. Par une excitation mécanique (piqûre) ou le courant induit d'une bobine, porté directement sur lui ou sur les bords du manteau, on détermine une fermeture rapide et momentanée des valves.

2. Si l'on répète la première partie de l'expérience dans les mêmes conditions, en coupant le muscle vitreux, les valves se ferment lentement, mais d'une façon durable.

3. Chez un *Pecten* en train de mourir et ouvert, dont le petit muscle nacré est devenu inexcitable mécaniquement et électriquement, on peut déterminer la fermeture rapide des valves par une excitation électrique du gros muscle vitreux, mais celle-ci est de très courte durée. On peut constater en effet, chez un *Pecten* en train de mourir, que l'excitabilité du muscle nacré aux divers agents disparaît bien avant celle du gros muscle vitreux. Avec COUTANCE, nous résumerons ces propriétés par les quelques mots suivants : « *Le muscle strié ramène, le muscle lisse retient* ».

Cet auteur, partant des faits qu'il avait si bien établis pour le *Pecten maximus*, n'a pas hésité à les étendre aux autres Acéphales, mais sans les confirmer par des expériences directes. PLATEAU (1884) n'ose les accepter pour ceux dont

la portion nacrée ne constitue qu'une bordure étroite du côté externe de chaque muscle adducteur (*Cardium, Tapes, Venus*). En outre, il y a lieu de se demander quelles sont les propriétés des muscles adducteurs homogènes, nacrés ou vitreux. Il était donc nécessaire de faire des expériences chez diverses autres espèces d'Acéphales pour voir ce qu'il y a de fondé dans l'hypothèse de COUTANCE. C'est ce que j'ai cherché à faire malgré les difficultés qu'il y a parfois à surmonter.

1. Chez les autres Pectinidés, chez les Limes et les Anomies, la très grande analogie de la structure de leurs deux parties musculaires permet d'admettre l'identité de leurs fonctions.

2. Chez les Huîtres, il en est encore de même. En effet, si après avoir enlevé, avec une pince coupante, toute la partie des valves plus éloignée de la charnière que le muscle adducteur, on sectionne avec précaution la partie nacrée de ce muscle de façon à ne pas endommager la partie vitreuse, on voit presque aussitôt les valves s'écarter lentement. En excitant les bords du manteau du Mollusque, on détermine de nouveau le rapprochement momentané des valves, comme chez le *Pecten*. Cela montre bien que la partie vitreuse seule du muscle adducteur est incapable de lutter un certain temps contre la résistance élastique du ligament. On peut faire l'opération inverse, c'est-à-dire conserver la partie nacrée du muscle adducteur et supprimer la partie vitreuse, après avoir pratiqué une fenêtre à la valve plane, immédiatement en avant de l'insertion de ce muscle, en prenant bien garde de ne pas léser le péricarde, adhérant à la partie libre de ce muscle orientée vers la charnière. On constate que dans ces conditions les valves de l'Huître restent fermées pendant longtemps.

Chez *Cardium edule, Tapes decussatus, Venus verrucosa,* j'ai constaté qu'après la section de la partie vitreuse des muscles adducteurs, les valves restent fermées et présentent à l'ouverture une grande résistance, tandis qu'après la section de leur partie nacrée, elles s'ouvrent lentement et que si elles peuvent se refermer par excitation du manteau, cette fermeture est de courte durée. Il était intéressant de répéter ces expériences chez les Acéphales dont les muscles adducteurs ne présentent pas une différenciation nette en deux parties.

Chez *Anodonta cygnea,* où le muscle adducteur postérieur est seul nettement différencié en deux parties d'aspect différent, mais dont la structure est analogue, la section des parties externes de ces deux muscles est cependant suivie d'une ouverture assez rapide, quoique ne débutant pas tout à fait immédiatement après la section de ces parties, tandis que celles des parties internes permet au Mollusque de rester fermé pendant plusieurs jours.

Chez *Mytilus edulis,* dont le muscle adducteur postérieur, seul à considérer au point de vue physiologique, est différencié en deux parties, distinctes seulement au point de vue de l'aspect, mais dont la structure est identique à celle de la partie nacrée des muscles adducteurs des autres Acéphales, ni la section de la partie interne, ni celle de la partie externe n'amènent l'ouverture des valves, qui

restent cependant un peu moins longtemps fermées quand c'est la partie externe qui a été sectionnée. D'ailleurs, chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont homogènes, les valves bâillent habituellement et ne peuvent rester longtemps fermées s'ils sont analogues à la partie vitreuse des muscles adducteurs de l'Huître, par exemple (*Lutraria elliptica, Pholas dactylus, Solen*), tandis qu'elles peuvent rester fermées longtemps s'ils sont analogues à la partie nacrée du muscle adducteur du même Mollusque (*Mya arenaria, Mya truncata*).

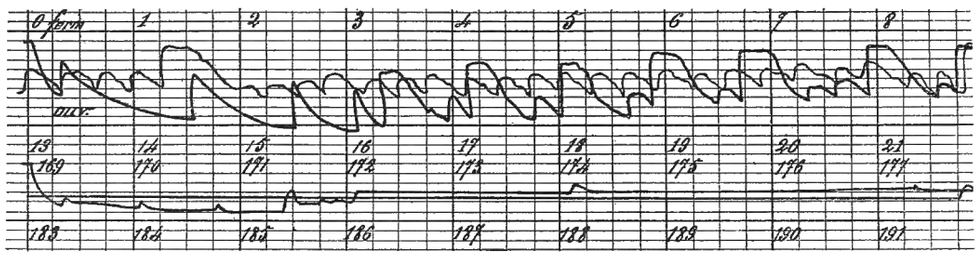


FIG. 10. — Rythme des mouvements de la valve plane d'une Huître mutilée (partie vitreuse du muscle adducteur supprimée). Le temps est marqué en heures. Amplification du mouvement =1,7. Dans la partie supérieure de la figure, le trait le plus gros correspond au début de l'expérience. Dans la partie inférieure, on voit les derniers mouvements avant l'ouverture définitive des valves. Décembre 1905.

J'ai répété les expériences précédentes chez quelques Acéphales en inscrivant les mouvements des valves sur un cylindre par la méthode qui vient d'être indiquée. Les graphiques obtenus font encore mieux ressortir les modalités de la contraction et du relâchement des deux parties des muscles adducteurs.

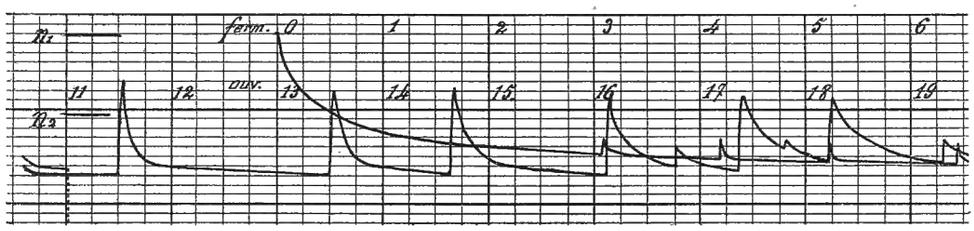


FIG. 11. — Même graphique pour une Huître dont la partie nacrée a été supprimée. Amplification des mouvements =1,7. n_1, niveau correspondant à la fermeture des valves; n_2, niveau correspondant à une autre série des mouvements qui n'a pas été représentée. Décembre 1905.

Chez les Huîtres dont on a désinséré de la valve plane, soit la partie nacrée, soit la partie vitreuse du muscle adducteur, la vie continue pendant une dizaine de jours, avec des mouvements de la valve plane libre plus ou moins étendus et réguliers, comme ceux qui se produisent chez les animaux intacts. Mais, en comparant les graphiques, on constate que les formes des courbes des fermetures-ouvertures sont très différentes. Lorsque la partie nacrée du muscle adducteur est conservée, les fermetures presque complètes une fois réalisées durent un

temps parfois assez long (courbes à plateau), tandis que si la partie vitreuse est seule conservée, l'ouverture se produit dès que la fermeture a été réalisée (courbes à sommet très aigu) (fig. 10 et 11). Chez les Anodontes et les Unios, j'ai fait des constatations analogues.

Pour plus de précision, j'ai enregistré encore le relâchement progressif des deux parties des muscles adducteurs, sous l'influence de l'élasticité du ligament, chez des Acéphales complètement éviscérés, où, par conséquent, ces muscles ont complètement perdu toute relation avec le système nerveux central ganglionnaire. Voici les résultats de ces expériences :

Quand les parties vitreuses sont seules conservées, leur relâchement débute immédiatement et se continue avec une vitesse régulièrement décroissante (courbes à concavité supérieure). Quand, au contraire, les parties nacrées sont seules conservées, leur relâchement ne commence qu'au bout d'un temps assez long (plusieurs heures) et variable avec les espèces; il se continue ensuite régulièrement et avec une très grande lenteur.

Quand, enfin, les deux parties des muscles adducteurs sont conservées, leur relâchement se fait, comme dans le cas précédent, avec plus de lenteur; ce qui montre le rôle très peu important de la tonicité des parties vitreuses pour le maintien de la fermeture des valves.

Chez l'Huître et chez le *Pecten* en particulier, le relâchement du muscle complet ne se fait pas régulièrement; il est entrecoupé de nombreux mouvements spontanés ayant, par périodes, un rythme assez régulier. Parfois encore, un relâchement incomplet du muscle adducteur étant effectué, celui-ci revient lentement à une longueur moindre et la conserve un certain temps avant de se relâcher tout à fait (fig. 12). Je n'ai observé ces mouvements spontanés qu'avec le muscle adducteur complet et jamais quand l'une de ses parties est supprimée.

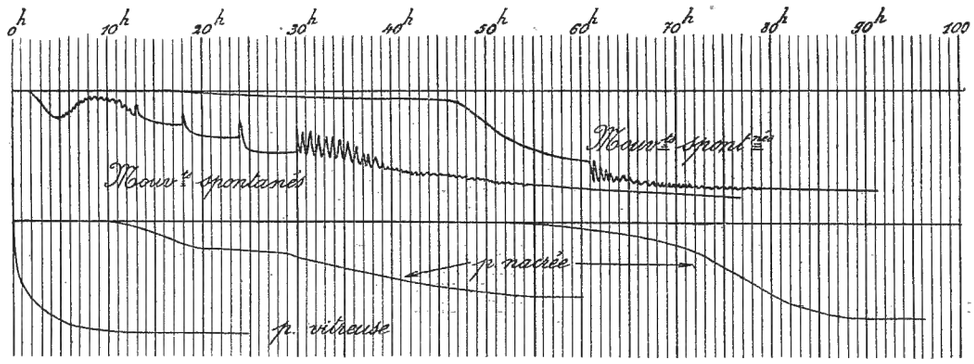


FIG. 12. — Courbes de relâchement des muscles adducteurs de l'Huître complètement éviscérée sous l'influence de la traction exercée par l'élasticité du ligament d'union des valves. Temps marqué en heures. Amplification du mouvement de la valve libre =1,7. En haut, deux courbes avec le muscle adducteur entier qui présente des mouvements spontanés. En bas, deux courbes avec la partie nacrée seule conservée et une avec la partie vitreuse.

Le muscle adducteur, maintenu humide par le voisinage d'un tampon de coton imbibé d'eau de mer, n'était soumis à aucune cause d'excitation appréciable (contact, variation de température, vibrations); c'est pourquoi je considère ces mouvements comme spontanés et en rapport avec la présence de cellules nerveuses dans la partie nacrée du muscle adducteur. D'autres constatations viendront à l'appui de cette supposition.

La conclusion qui résulte de ces expériences est la suivante : *Chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont nettement différenciés en deux parties d'aspect nacré et vitreux, la tonicité de la partie nacrée assure à elle seule le maintien de la fermeture des valves et le système nerveux central ganglionnaire n'a aucune action pour augmenter sa valeur. La tonicité de la partie vitreuse fait juste équilibre, et encore pendant un temps assez court, à l'élasticité du ligament.* L'observation suivante vient corroborer cette conclusion et montrer que le système nerveux central ganglionnaire n'a qu'une part insignifiante dans le maintien de la fermeture des valves, alors qu'il intervient au contraire d'une façon importante pour leur ouverture. Chez les Anodontes et les Unios, pendant la période d'hibernation (novembre à avril), alors que les Mollusques sont engourdis, j'ai constaté en effet que les valves restent constamment fermées; leurs bords postérieurs bâillent à peine pour livrer passage à des siphons rudimentaires. Pendant la période d'activité (avril à novembre), leurs valves bâillent, au contraire, fréquemment d'une façon notable.

Nous venons d'établir les rôles respectifs de deux parties des muscles adducteurs pour la fermeture des valves ouvertes et pour le maintien de cette fermeture, soit sous l'influence de la volonté de l'animal, soit sous l'action d'une excitation portée sur les bords du manteau. Il nous reste encore à indiquer comment elles se comportent, lors de l'ouverture des valves fermées, sous l'influence de l'élasticité du ligament de la charnière. Le maintien de la fermeture des valves étant assuré par la contraction tonique des parties nacrées des muscles adducteurs, l'ouverture sera assurée par l'arrêt de cette contraction tonique sous l'influence de la volonté de l'animal, l'élasticité du ligament pouvant alors lutter efficacement contre la tension produite par les parties vitreuses. Cette ouverture se produit toujours très lentement et dure une dizaine de minutes; elle est comparable à celle qui se produit quand les parties nacrées sont supprimées. C'est donc simplement le relâchement lent des parties vitreuses qui intervient pour la ralentir, la contracture des parties nacrées ayant disparu sous l'action de la volonté de l'animal. Chez les Pectinidés, l'ouverture est bien plus rapide, et cependant, étant donné le relâchement encore bien plus rapide du muscle vitreux strié contracté (voir plus loin), le maintien d'une certaine tension du muscle nacré doit intervenir pour la ralentir (3). Quant à l'ouverture rapide, nécessaire pour la locomotion

(3) J'ai constaté, en effet, avec COUTANCE, qu'après désinsertion du muscle adducteur de la valve plane, la partie vitreuse arrive à son état de repos en s'allongeant et la partie nacrée en se raccourcissant, par rapport à leurs longueurs respectives dans la position de

du *Pecten par claquement* des valves, elle nécessite sûrement la mise hors fonction totale du muscle nacré.

A l'époque où j'ai publié mon mémoire (1909), je ne connaissais pas un travail de PAWLOW datant de 1885 et ayant trait au mécanisme de l'ouverture des valves de l'Anodonte. Il a établi le fait capital suivant : *La disparition du tonus des muscles adducteurs peut être obtenue artificiellement par une excitation portée sur certains nerfs se rendant à ces muscles.* Il s'agit là d'une *décontraction (détonisation) active ou provoquée des muscles adducteurs*, alors que dans les muscles striés volontaires, celle-ci est entièrement passive et se produit automatiquement lors de la cessation de l'excitation. Comme ce travail paraît avoir été assez ignoré, j'en citerai quelques conclusions :

1° L'excitation réflexe du muscle adducteur postérieur, portée sur le manteau et dont le centre est le ganglion viscéral, provoque un tonus prolongé de ce muscle et l'extirpation de ce ganglion n'amène pas une cessation immédiate du tonus, qui ne disparaît qu'après plusieurs heures.

2° L'excitation des connectifs cérébro-viscéraux (fermetures de courant continu, chocs d'induction répétés) entraîne une série de relâchements et de contractions du muscle adducteur postérieur, aboutissant finalement à un relâchement complet (ouverture des valves). Cette ouverture n'est pas produite par une *action d'arrêt* sur le ganglion viscéral, puisque l'extirpation de ce ganglion n'entraîne pas une ouverture rapide des valves, comme il a été dit. En conséquence, les connectifs cérébro-viscéraux établissent non seulement une relation entre ces deux paires de ganglions, mais aussi une relation directe entre les ganglions cérébroïdes et le muscle adducteur postérieur. Si l'on sectionne les connectifs cérébro-viscéraux, après quelques contractions et relâchements, le muscle adducteur entre finalement de nouveau en tonus. Alors, par excitation de leur extrémité sectionnée, ce muscle, après quelques contractions, entre de nouveau en relâchement.

3° Le muscle adducteur antérieur se comporte d'une façon analogue à l'adducteur postérieur.

4° L'excitation de nature chimique des connectifs cérébro-viscéraux produit en général un relâchement continu des muscles adducteurs, sans phases de contraction interposées.

5° Le ganglion viscéral commande seulement la contraction du muscle adducteur postérieur, tandis que le ganglion cérébroïde commande aussi bien les contractions que les relâchements des deux muscles adducteurs; les relâchements seraient probablement d'origine dyspnéique.

6° PAWLOW, n'ayant pas trouvé de cellules nerveuses sur le trajet des connectifs cérébro-viscéraux et leur section ne changeant rien à la courbe de relâche-

---

fermeture des valves. Il s'agit donc ici d'une tension de nature purement élastique, créée par l'allongement du muscle et d'autant plus grande que sa longueur est plus petite par rapport à l'allongement. J'ai décrit, dans l'introduction, la disposition spéciale des muscles nacrés telle que la longueur de leurs fibres soit le plus réduite possible.

ment du muscle adducteur, en conclut que la théorie générale du relâchement des muscles par un phénomène d'arrêt est inadmissible dans le cas particulier des muscles adducteurs. Il pense à une action spéciale directe de fibres nerveuses sur les fibres musculaires.

V. Uexküll (1911-1912), sans avoir connu, sans doute, comme moi-même, le travail de Pawlow, puisqu'il ne le mentionne pas, a fait une étude très complète du fonctionnement de la partie nacrée du muscle adducteur de *Pecten maximus* et de ses rapports avec le système nerveux. Je parlerai seulement ici du mécanisme de l'ouverture des valves et renverrai au chapitre III pour ce qui concerne la double propriété de ce muscle, à savoir le *raccourcissement lent* et l'aptitude à acquérir une *rigidité* (sperrung) qui s'oppose à tout allongement ultérieur, et cela à une phase quelconque de ce raccourcissement. Voici les principaux faits qu'il a mis en évidence :

1° L'ouverture des valves est sous la dépendance de la masse nerveuse ganglionnaire buccale (ganglions cérébroïdes + ganglions pédieux). En excitant mécaniquement toute la région buccale (depuis le pied jusqu'au foie et y compris le péricarde), c'est-à-dire les filets nerveux afférents à la masse buccale, on provoque, par voie réflexe, l'ouverture rapide et complète des valves. Pawlow avait obtenu un résultat analogue chez l'Anodonte.

2° Alors que chez l'Anodonte, les deux connectifs cérébro-viscéraux ont le même rôle vis-à-vis du muscle adducteur postérieur, c'est-à-dire conduisent côte à côte aussi bien les excitations provoquant le relâchement du muscle que celles provoquant sa contraction et sa sperrung, d'après Pawlow, ils ont un rôle pour ainsi dire inverse sur le muscle nacré du *Pecten*, d'après Uexküll. En effet, sur un *Pecten* ouvert, l'excitation électrique du connectif gauche, séparée ou non de la masse nerveuse buccale, provoque la fermeture durable des valves, c'est-à-dire le raccourcissement et la sperrung du muscle nacré; tandis que sur un *Pecten* fermé ou incomplètement ouvert, l'excitation électrique du connectif droit provoque le relâchement complet du muscle et la perte de sperrung (4). L'excitation remplace ici l'influx nerveux normal de la masse nerveuse buccale, destinée à provoquer l'ouverture des valves.

3° Pour Uexküll, et contrairement à ce qui existerait chez l'Anodonte, d'après Pawlow, la masse nerveuse buccale n'aurait pas de rapport direct avec le muscle nacré, mais serait seulement en connexion avec le ganglion viscéral qui envoie des filets nerveux à ce muscle. Partant de cette supposition, il élabore une théorie du réflexe de la cessation de la sperrung du muscle nacré, permettant d'expliquer le rôle différent des deux connectifs cérébro-viscéraux, mais en faisant intervenir des phénomènes de propagation d'influx nerveux du muscle vers

(4) On peut considérer cette spécialisation des fonctions de fermeture et d'ouverture des valves, dans chacun des connectifs cérébro-viscéraux du *Pecten*, comme un perfectionnement en rapport avec la nécessité, pour cet Acéphale, de pouvoir fermer et ouvrir ses valves à un rythme rapide lors de la natation.

le *ganglion viscéral-réservoir*, d'intensité variable et difficilement contrôlables. Buddenbrock, dans son schéma, reproduit par Bertil Hanstrom (fig. 206, p. 207), admet, comme Pawlow, un rapport direct entre la masse nerveuse buccale et le muscle nacré.

Chez *Mytilus edulis*, après sectionnement des connectifs cérébro-viscéraux, les mouvements d'ouverture et de fermeture des valves se produisent encore. Les ganglions cérébroïdes n'interviennent pas dans ces conditions. Chez ce Mollusque, l'excitation du bord du manteau, au niveau du milieu du corps, provoque l'ouverture des valves.

Ainsi, le relâchement des muscles adducteurs, entraînant l'ouverture des valves, se fait probablement de façons différentes chez les divers types d'Acéphales et il y aurait lieu de le réétudier systématiquement.

III. — PROPRIETES SPECIALES DES PARTIES NACREES DES MUSCLES ADDUCTEURS

Coutance a eu le mérite de pousser assez loin l'analyse du mode de fonctionnement de la partie nacrée du muscle adducteur du *Pecten* et ses observations ont contribué beaucoup à la connaissance des muscles à fonction tonique ou muscles à sperrung des auteurs allemands. Je dois d'abord citer ici textuellement quelques passages de son mémoire relatifs à cette question très importante :

« Quand on mettait ainsi en expérience un animal un peu affaibli [5], après avoir sectionné le muscle vitreux strié, le rapprochement des valves ne commençait plus spontanément, la charnière contrebalançant ce qui restait d'énergie. Mais, quand on abaissait la valve supérieure, le muscle nacré la retenait au point où on la lui présentait, et quand on la conduisait jusqu'à fermeture, elle était encore retenue avec force. Le même phénomène se présente chez l'animal intact, mais très affaibli. Les valves sont très écartées; le muscle strié, qui n'est plus capable de contraction, ne peut plus déterminer, aider même celle du muscle nacré; les valves restent béantes. Cependant, le muscle nacré est encore susceptible d'efforts. Trop faible pour lutter lui-même contre le ligament, il peut cependant rester contracté, quand on l'a aidé à se raccourcir, en ramenant avec le doigt la valve supérieure; il la retiendra même avec force. Il faut quelquefois attendre un certain temps avant que le muscle nacré se soit raccourci à la distance où on lui présente les valves. On peut abréger ce temps en imitant la manœuvre du muscle strié avec les doigts qui rapprochent les valves et les laissent s'écarter plusieurs fois de suite, jusqu'à ce que le muscle nacré se soit décidé à les retenir à la distance choisie.

» C'est là, dans le muscle nacré, une étrange décomposition de la puissance musculaire. Il perd la force de se contracter dans les conditions où il l'aurait fait jusque-là, c'est-à-dire en triomphant de la charnière, et quand on l'a artificiellement amené à contraction, il retient la valve malgré la force contraire du ligament. *On dirait un nœud incapable de se faire seul, mais capable de résister à la traction, ou bien un verrou que l'on pousse et qui demeure et agit passivement.* »

---

[5] *Pecten* dont les valves bâillaient et entre lesquelles on avait introduit un corps étranger capable de s'opposer au rapprochement de ces valves.

De cette citation on peut tirer les deux conclusions suivantes :

1° Le muscle nacré du *Pecten* peut non seulement se contracter lentement sous l'influence d'une excitation convenable (*raccourcissement actif*), mais il peut aussi adapter automatiquement sa longueur à toute diminution de la distance entre les insertions de ses extrémités (*raccourcissement passif*). Ce raccourcissement passif, qui se produit très rapidement, me paraît dépendre bien plus de son élasticité de distension (voir note, p. 957), que de sa contraction proprement dite, car celle-ci est très lente, comme cela sera montré au chapitre IV.

2° Ce muscle peut encore, à une longueur quelconque, acquérir rapidement un *état de rigidité* qui le rend apte à résister à une traction importante.

Coutance, en faisant des expériences sur la force de contraction du muscle adducteur du *Pecten maximus*, a vu parfois le muscle soumis à une traction trop forte, se rompre en pleine tension, au lieu de se laisser distendre, et à une longueur très inférieure à celle qu'il pouvait acquérir lors de l'ouverture complète des valves. J'ai fait la même constatation chez *Pecten maximus* et *Pecten varius*, et l'on sait que la partie vitreuse, dans ces conditions, offre une résistance insignifiante vis-à-vis de celle de la partie nacrée. La résistance à la rupture du muscle nacré de ces Acéphales, en état de rigidité ou tonus, atteint 10,000 à 11,500 grammes par centimètre carré de surface de section, mesurée sur celui-ci dans la position de fermeture des valves.

J'ai répété avec succès cette expérience sur le *Pecten* frais éviscéré complètement dans la position d'ouverture des valves, et dont la partie vitreuse du muscle adducteur avait été sectionnée. J'ai pu également la répéter chez l'Anodonte, l'Huître, la Moule et l'Unio. Si, chez l'un de ces Mollusques éviscérés, dont les parties vitreuses des muscles adducteurs ont été sectionnées et dont les parties nacrées sont relâchées presque complètement sous l'action de la charnière, on rapproche un peu les valves avec les doigts et qu'on les enlève rapidement, on voit les valves s'écarter de nouveau, mais sans reprendre exactement leur position primitive; elles restent un peu moins fermées. Si l'on a maintenu pendant quelques secondes, les valves ne s'écartent plus ou très peu lorsqu'on enlève les doigts, et elles restent plusieurs minutes dans cette position avant de se relâcher de nouveau très lentement.

En tenant compte des vitesses très différentes de la contraction des parties nacrées et vitreuses des muscles adducteurs et aussi de la diminution très nette de la rapidité de fermeture des valves qu'entraîne la désinsertion des parties nacrées (voir chapitre IV), on peut comprendre ainsi le mécanisme de la fermeture des valves et de son maintien prolongé : lors d'une excitation, ou sous l'influence de la volonté de l'animal, *les parties vitreuses des muscles adducteurs ramènent rapidement les valves au contact, en déployant une assez grande force, mais à chaque instant de leur contraction, elles sont aidées dans leur effort par la tension élastique passive des parties nacrées due à leur distension mécanique* (voir note, p. 957). *Dès la fermeture accomplie, les parties vitreuses se relâchent,*

alors que les parties nacrées se raidissent dans leur position atteinte et maintiennent leur longueur d'une façon en quelque sorte passive, qu'on peut comparer à l'action du cliquet sur la roue motrice d'une grue ou d'un treuil, qui l'empêche de revenir en arrière lorsqu'elle a avancé d'une dent (6).

Chez les Acéphales pourvus de muscles adducteurs homogènes d'aspect vitreux (*Pholas, Lutraria, Solen*), la fermeture des valves est assez rapide, mais ne peut qu'être de courte durée, comme il est très facile de le constater; leur ouverture doit être purement passive et non commandée par un processus d'inhibition.

Pour mieux faire comprendre les propriétés spéciales de la partie nacrée des muscles adducteurs, je crois devoir rappeler d'abord des notions qui ne sont pas encore familières à beaucoup de zoologistes et même de physiologistes, en m'inspirant des données reproduites dans l'excellent travail d'Uexküll.

Fick (1882) et, à sa suite, la plupart des anciens physiologistes, considéraient le muscle squelettique comme un simple moteur thermique créant, par une consommation d'énergie, une tension interne capable, soit de tenir en équilibre une résistance externe (travail statique), soit, par son raccourcissement, de déplacer le point d'application d'une résistance externe vaincue temporairement (travail dynamique), la tension interne acquise par le muscle variant en raison de la valeur des résistances externes à équilibrer ou à vaincre, par suite d'une régulation dans la dépense d'énergie (comme pourrait le faire un moteur à gaz perfectionné).

Plus récemment, G. Weiss (1910) compare le muscle à un double moteur thermique dont chacun peut fonctionner d'une façon indépendante. Soit, par exemple, à soulever une charge ; le premier moteur maintiendra la charge en équilibre, tandis que le second déplacera cette charge, préalablement équilibrée, avec une certaine vitesse. Dans cette conception apparaissent séparées les deux fonctions du muscle : *soutenir* et *mouvoir*. Le raccourcissement qui produit le mouvement n'est plus une conséquence immédiate de la fonction qui met le muscle en équilibre avec la charge à soulever. Cette dernière fonction, dit Uexküll, ne doit pas être appelée *tension interne*, puisqu'elle ne provoque aucun raccourcissement, et il la qualifie de *sperrung interne*. Dans ce terme, il faut entendre « un état du muscle qui le rend capable de vaincre des résistances externes jusqu'à un certain degré ».

Grützner (1904), en considérant les muscles lisses cavitaires (estomac, ves-

(6) Ma conclusion en 1909 (pp. 411-412 de mon mémoire) était identique à celle-ci quant au mécanisme du maintien de la fermeture des valves (action du cliquet sur la roue motrice d'une grue); elle en différait en ce qui concerne la fermeture des valves, car je faisais intervenir aussi le mécanisme d'encliquetage dans le muscle nacré pour l'aide à l'action du muscle vitreux, avec quelques réserves. J'ai reconnu depuis que sa contraction est trop lente pour intervenir d'une façon efficace et que l'élasticité d'extension intervient d'une façon certaine.

sie), capables d'exercer une pression déterminée avec des capacités variables, correspondant par suite à des degrés différents de raccourcissement de leurs fibres, avait représenté ainsi leur fonctionnement :

> Soit un cordon de caoutchouc élastique tendu, supportant une charge munie d'un crochet pouvant s'accrocher à une série d'encoches disposées le long d'une tige verticale. L'élasticité du cordon mise en jeu (analogue comme effet à une contraction) peut soulever d'abord la charge et la déposer ensuite à un niveau donné par accrochage, quand la contraction cesse, et ensuite se décrocher lui-même. Le cordon a fourni un travail de soulèvement et n'en fournit plus dès que la charge est accrochée et il n'a plus aucune tension interne quand il se décroche. Dans ce modèle, la charge peut être maintenue à n'importe quelle hauteur sans faire appel à une force élastique. Il suppose que les cellules-fibres contractiles peuvent, à n'importe quelle longueur, par des mécanismes de fixation interne, faire de même, et cela aussi bien à l'aller qu'au retour, c'est-à-dire aussi bien dans leur raccourcissement que dans leur allongement.

La conception de G. Weiss sur le fonctionnement des muscles squelettiques et celle de Grützner sur celui des muscles lisses permettent, dit Uexküll, de supposer (au moins théoriquement) l'existence de deux fonctions indépendantes dans les muscles, le raccourcissement et la sperrung (7) s'accomplissant ou non dans deux appareils séparés.

Les muscles squelettiques, avec la sperrung de Weiss, fournissent un double travail interne, d'abord pour le maintien de la charge, sans déplacement, quoiqu'il ne produise aucun travail externe (travail statique nul au point de vue mécanique) et ensuite pour le déplacement de la charge équilibrée (travail dynamique). Ils fonctionnent donc avec un véritable gaspillage d'énergie. Mais, d'un autre côté, ils sont capables, par une dépense d'énergie appropriée, d'équilibrer exactement la charge à soulever, c'est-à-dire d'adapter leur sperrung aux changements de charge, aussi bien aux augmentations qu'aux diminutions. Ils possèdent une *sperrung glissante*, nécessitant l'intervention d'un mécanisme spécial de régulation par l'intermédiaire du système nerveux.

Les muscles lisses, avec la sperrung de Grützner, travaillent au contraire d'une façon extraordinairement économique; leur travail interne est utilisé seulement pour le raccourcissement qui soulève la charge, la sperrung ne consommant aucune énergie. Cette sperrung reste constante pour toutes les charges soulevées et n'est influencée ni par leur augmentation ni par leur diminution : elle est maximum et nécessite seulement un dispositif simple de blocage et non l'intervention d'un mécanisme de régulation.

Les muscles des animaux les plus divers, Invertébrés et Vertébrés, possèdent en général les deux fonctions autonomes, le raccourcissement et la sperrung, qu'elles soient liées à des fibres anatomiquement séparées ou réunies dans la même fibre, et il est possible de les mettre en évidence. Grützner a montré que

---

(7) Cette propriété avait été désignée jusqu'alors sous le terme de *tonus*, qui a une signification bien plus étendue et par suite moins précise.

pour les muscles lisses cavitaires elles se manifestent sans aucune dépendance l'une de l'autre (estomac, vessie, sac musculaire du tégument des Siponcles). SHERRINGTON, en opérant sur le muscle squelettique, le vasto-crureus du Chat décérébré, en rapport avec la moelle par son nerf, a mis en évidence un état de contracture spécial, ne conduisant pas au raccourcissement, et qu'il a appelé *tonus plastique*, parce qu'il peut exister à n'importe quelle longueur de ce muscle. Il est en rapport avec une action médullaire, puisqu'il disparaît par la section des racines sensitives de son nerf.

Chez les Invertébrés, il existe des muscles à raccourcissement pur et des muscles à sperrung pure, mais le fait est extrêmement rare, sinon inexistant, chez les Vertébrés. Chez ces derniers cependant, les muscles à contraction rapide se rapprochent du type à raccourcissement pur, tandis que ceux à contraction lente se rapprochent du type à sperrung pure.

Chez les *Pecten*, les deux parties du muscle adducteur, nettement distinctes, ont chacune précisément l'une des deux fonctions à remplir. La partie vitreuse, la plus développée, est le muscle de raccourcissement, et la partie nacrée mince, est le muscle de sperrung. Le muscle nacré réalise le type parfait de GRÜTZNER à sperrung maximum; il est toujours bloqué d'une façon maximum, c'est-à-dire qu'il offre toujours la même résistance à une traction faible ou forte. Les valves d'un *Pecten* étant largement bâillantes et la sperrung ayant disparu dans le muscle nacré, celle-ci est de nouveau déclanchée automatiquement lorsque, par voie réflexe (excitation des bords du manteau), on détermine le raccourcissement du muscle vitreux; mais elle ne l'est plus si le muscle vitreux a été préalablement sectionné et ne détermine pas le rapprochement des valves. Le développement de la sperrung se produit encore automatiquement sur un *Pecten* ouvert quand les valves sont rapprochées, soit par pression des doigts sur leur surface extérieure (COUTANCE), soit par traction du muscle vitreux excité directement. Il y a donc une liaison entre le raccourcissement du muscle vitreux et le développement de la sperrung (UEXKÜLL).

Ce muscle possède aussi la propriété de se contracter lentement sous diverses influences, ce qui lui permet de prendre toute position intermédiaire entre celle correspondant à l'ouverture et à la fermeture des valves et au niveau de laquelle la sperrung s'est développée. La possibilité de prendre une nouvelle longueur, alors que la sperrung reste identique, démontre l'indépendance des deux fonctions du muscle nacré (UEXKÜLL). Une excitation électrique directe du muscle nacré, par le courant induit d'une bobine de Ruhmkorff, détermine une contraction lente qui se continue même après cessation de l'excitation, mais les valves, d'abord fermées, s'ouvrent ensuite très lentement (MARCEAU). Il ne s'est pas développé de sperrung.

Enfin, le muscle nacré possède encore un *raccourcissement passif*. Les valves d'un *Pecten* un peu affaibli étant ouvertes, si on les rapproche par pression des doigts, le muscle nacré se raccourcit et sa longueur s'adapte à cette nouvelle

position (Coutance), avec une sperrung plus ou moins grande. Il faut parfois plusieurs mouvements d'aller et retour pour obtenir ce raccourcissement. Parfois une contraction active lente peut suivre ce raccourcissement passif (Marceau) sous l'influence du muscle vitreux. Le raccourcissement passif est plus rapide que sa contraction et il est dû surtout à la tension élastique qu'il possède et engendrée par sa distension préalable (Marceau). Uexküll l'attribue, au contraire, à une excitation venant probablement des cellules nerveuses intra-musculaires ([8]), puisque la section des nerfs viscéraux ne l'empêche pas. Chez le *Pecten* intact, les nerfs viscéraux, lors d'une excitation électrique, produisent un raccourcissement actif du muscle nacré et le ganglion viscéral peut encore coopérer à cette action.

Double rôle de l'excitation dans le raccourcissement et la sperrung du muscle nacré (d'après Uexküll).

Si l'on sectionne les nerfs viscéraux quand le muscle est complètement relâché, il perd sa sperrung pour toujours. L'excitation des nerfs viscéraux provoque bien encore le raccourcissement lent de ce muscle, mais elle est incapable de rétablir sa sperrung, car après cessation de l'excitation, le muscle se relâche de nouveau complètement sous l'action du ligament d'ouverture des valves. Si les nerfs viscéraux sont coupés pendant que le muscle est en état de sperrung élevée, il conservera sa sperrung et aucune excitation portée sur les nerfs n'est capable de provoquer sa cessation (il faudra un temps très long pour que le muscle commence à se relâcher de nouveau).

Si sur un *Pecten* ouvert, on sectionne les deux commissures cérébro-viscérales, ou, si l'on enlève la masse nerveuse buccale et que l'on excite les bords du manteau, on provoque la fermeture des valves d'une façon durable avec développement de la sperrung dans le muscle nacré. Pour provoquer sa cessation et l'ouverture des valves, il faut exciter électriquement la commissure cérébro-viscérale droite (il a été dit plus haut que le réflexe de la cessation de la sperrung ne se produit qu'après excitation des nerfs centripètes de la masse nerveuse buccale).

Action du muscle nacré sur le muscle vitreux.

Si, sur un *Pecten*, on provoque l'ouverture des valves et la cessation de la sperrung du muscle nacré, par excitation mécanique de la région buccale, et

([8]) Ces cellules nerveuses n'ont aucune action pour l'établissement de la sperrung, comme je l'avais supposé autrefois à tort, mais elles permettent d'expliquer les mouvements spontanés que présentent les muscles adducteurs entiers chez les Acéphales complètement éviscérés, lors de leur relâchement, sous l'influence de la traction exercée par le ligament (Huître, *Pecten*).

qu'ensuite on sectionne les nerfs viscéraux, la sperrung de ce muscle a disparu pour toujours et les valves bâillent largement; l'animal ainsi mutilé est devenu très excitable et claque très souvent ses valves. L'extension complète du muscle vitreux par le ligament le rend donc apte à se contracter sous l'influence des excitations les plus faibles (UEXKÜLL). Lors de la natation chez l'animal normal, il est donc nécessaire que le muscle nacré soit mis complètement hors circuit quant à sa sperrung [son élasticité provoquée par la distension doit favoriser néanmoins l'action du muscle vitreux (MARCEAU)].

Mécanisme de la sperrung.

Le mode d'action de la sperrung de la partie nacrée du muscle adducteur du *Pecten* a été d'abord représenté d'une façon assez suggestive par COUTANCE (voir p. 960). Je l'ai comparé, après lui, à l'action du cliquet sur la roue motrice d'une grue, qui l'empêche de revenir en arrière, tout comme le muscle nacré raccourci en sperrung ne peut plus s'allonger par une forte traction exercée sur lui et capable même de le déchirer dans cet état, alors qu'il se laisse raccourcir artificiellement sans difficulté. Mais il s'agit ici d'une simple analogie toute théorique, car on ne trouve pas dans ce muscle une disposition comparable à la roue de sperrung.

D'après UEXKÜLL et NOYONS, la sperrung est caractérisée extérieurement par un durcissement du muscle et sa disparition par un retour à une consistance molle ou à la souplesse. D'après le premier auteur, le muscle nacré du *Pecten* en sperrung a la consistance du cartilage, et en relâchement il devient plus mou et souple. La production et la disparition de la sperrung, pendant lesquelles le muscle devient alternativement dur et mou, font songer, dit-il, à une coagulation et à une liquéfaction alternatives du contenu des fibres musculaires sous l'influence du système nerveux. La sperrung, une fois établie par coagulation, ne réclame pas d'échange de substances (ne consomme pas d'énergie), mais elle a besoin d'une excitation nerveuse durable pour se maintenir intégralement. En effet, chez un *Pecten*, les nerfs viscéraux étant sectionnés au moment de la sperrung élevée, celle-ci se maintiendra pendant trois jours avant de disparaître complètement, mais en baissant cependant plus ou moins régulièrement depuis l'instant de la section. Quand celle-ci vient d'être opérée, ou quelques heures après, à un rapprochement artificiel des valves correspondent un raccourcissement passif et le maintien de la sperrung à cette nouvelle longueur du muscle. Au deuxième jour, alors que les valves bâillent déjà notablement, si l'on répète la même expérience, le raccourcissement est bien encore maintenu, mais avec une très faible résistance, et le moindre effort suffit pour ramener le muscle à son ancienne extension, où il a conservé toute sa résistance à l'allongement. C'est le phénomène de la *longueur fixe* d'UEXKÜLL dont l'explication est encore à trouver.

Dans ces dernières années, de nombreuses observations ont été faites sur les transformations extrêmement rapides des colloïdes et des protoplasmes d'hydrosols en hydrogels, et vice versa, sous l'influence de facteurs mécaniques externes (thixotropie), de modifications du pH et probablement d'autres causes encore inconnues.

A l'aide de ces notions, examinons d'un peu plus près le problème de la sperrung. Le muscle, dans cet état, doit s'opposer à tout allongement, mais doit rester capabale de subir un raccourcissement passif et d'y adapter sa longueur, c'est-à-dire qu'il ne peut prendre une consistance à la fois solide et rigide, mais seulement celle d'une gelée élastique. Or, dans un muscle constitué par des fibres à fibrilles parallèles, une telle transformation du sarcoplasme ne donnera pas grand'chose au point de vue de l'augmentation de la résistance à l'allongement. Il faudrait une coagulation produisant l'effet d'une véritable congélation. Il y a donc lieu de rechercher si, dans la constitution des fibres, il n'existe pas une disposition des fibrilles qui, pour une longueur donnée de celles-ci, assure le maintien de la longueur de la fibre, c'est-à-dire une sorte de dispositif histologique d'arrêt.

Rappelons la constitution des fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs : elles ont la forme de cylindres à section circulaire ou elliptique, enveloppées d'un sarcolemme dans l'intérieur duquel sont disposées des fibrilles serrées les unes contre les autres et anastomosées latéralement d'une façon plus ou moins régulière. Elles sont beaucoup plus résistantes que les fibres de la partie vitreuse et leur consistance rappelle assez celle des fibres tendineuses. Les fibrilles limitent, en raison de leurs anastomoses latérales, des espaces losangiques occupés par le sarcoplasme. En envisageant le trajet des fibrilles, y compris leurs anastomoses, on peut les considérer comme constituant plusieurs séries de systèmes de deux groupes de fibrilles enroulées en hélices de sens inverses. D'après ce qui a été dit page 948, la contraction des fibrilles dans le sens de la longueur, qui entraîne un raccourcissement plus grand de la fibre, modifie la forme des espaces losangiques remplis par le sarcoplasme; ils augmentent en largeur et diminuent en longueur. Le relâchement produira une modification inverse.

A une longueur donnée des fibres, si le sarcoplasme prend la consistance d'une gelée suffisamment rigide, les solides losangiques qui le constituent offriront une grande résistance à la déformation; les fibrilles y adhérentes ne pourront non plus s'allonger et il en ser de même pour les fibres. Le muscle sera en état de sperrung et le retour du sarcoplasme à l'état fluide amènera la disparition de cette sperrung. Si l'on rapproche les extrémités d'insertion du muscle en sperrung, les fibrilles de chaque fibre, n'étant plus distendues, pourront obéir à leur élasticité de distension au niveau des bords de chaque petit solide sarcoplasmique losangique et se raccourcir; ces derniers, n'étant plus pressés par les fibrilles dans le sens transversal, se laisseront raccourcir, dans le

sens longitudinal, sans résistance, puisque nous leur avons reconnu une certaine élasticité. Ainsi le raccourcissement passif pourra être obtenu avec maintien de la sperrung.

Bien entendu, je donne cette théorie comme un premier essai d'explication et accepterai avec plaisir toutes les observations qui pourront être faites à son sujet.

IV. — CONTRACTILITE

Pour étudier la contractilité des muscles adducteurs, j'ai employé un dispositif analogue à celui qui m'avait servi pour enregistrer les mouvements d'ensemble des valves pendant une longue durée; la tige légère était remplacée par un fil souple, qui, après un trajet vertical, passait sur une petite poulie de renvoi adaptée au bord droit de la platine du myographe de Marey, avant de s'attacher au levier inscripteur dont les déplacements s'inscrivaient sur un cylindre à axe horizontal, garni de papier enfumé. Le bloc de fer sur lequel était fixé le Mollusque pouvait être placé au besoin dans l'eau douce ou l'eau de mer, pour l'étude des contractions provoquées par excitation mécanique des bords du manteau. L'emploi de l'excitant électrique nécessitait la mise hors de l'eau de l'Acéphale.

A. — Muscles complets pris dans les conditions physiologiques.

Pour faire des enregistrements, il est nécessaire de s'armer de patience, car il faut guetter le moment où le Mollusque, s'étant ouvert spontanément, veut bien attendre qu'on l'excite pour se refermer. J'ai réussi ces enregistrements sur de nombreuses espèces et j'ai même pu en obtenir quelques-uns correspondant à des contractions spontanées.

Voici les conclusions qui peuvent en être tirées :

1° Les excitations électriques produisent des contractions identiques, ce qui n'a pas toujours lieu avec les excitations mécaniques. Mais ces dernières peuvent produire aussi des contractions identiques à celles provoquées par des secousses d'induction, des courants induits ou même à celles que le Mollusque effectue spontanément.

2° La présence de l'eau modifie à peine les courbes de contraction, malgré la résistance qu'elle créée au mouvement de la valve libre, en raison de la faible vitesse de ce mouvement. Il n'en est pas de même chez les *Pecten* où cette vitesse est beaucoup plus grande, et il convient en conséquence d'opérer dans l'air pour avoir la vraie forme des courbes de contraction chez ces derniers.

3° Chez *Anodonta, Cardium, Ostrea, Solen, Tellina, Unio,* les courbes de contraction présentent l'aspect de celles fournies par un muscle strié tétanisé par un courant induit, avec cependant une pente beaucoup plus douce de la ligne d'ascension. La vitesse de fermeture des valves, d'abord nulle, croît très rapide-

ment jusqu'à un maximum qu'elle conserve assez longtemps et se ralentit enfin progressivement (augmentation de la résistance élastique du ligament) jusqu'à devenir nulle au moment où les valves arrivent au contact, ce qui évite le choc de celles-ci.

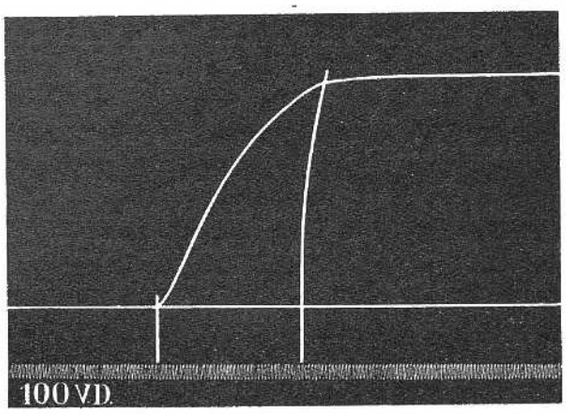


FIG. 13. — *Ostrea edulis* plongée dans l'eau de mer. Fermeture des valves sous l'influence d'une excitation mécanique des bords du manteau. Durée de la fermeture = 0s43. Octobre 1903.

4° Chez *Avicula, Lutraria, Pectunculus, Pinna, Tapes,* la fermeture des valves, après avoir débuté assez rapidement, se continue de plus en plus lentement; la partie terminale de la courbe présente une longue concavité inférieure.

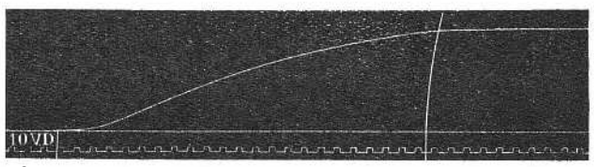


FIG. 14. — *Lutraria elliptica* ouverte dans l'air. Fermeture des valves sous l'influence du courant induit d'une bobine, lancé sur les bords du manteau. Durée de la fermeture = 2s25. Avril 1904.

5° Chez *Dosinia, Mytilus,* la courbe de fermeture se rapproche beaucoup d'une droite peu inclinée sur l'horizontale de départ.

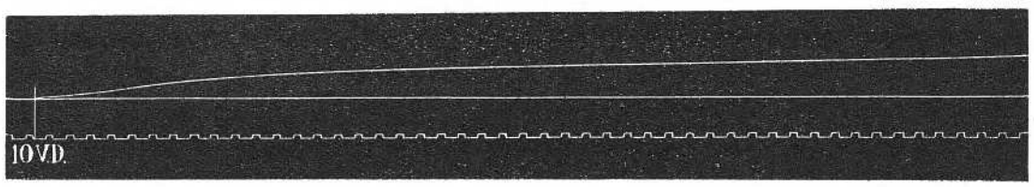


FIG. 15. — *Dosinia exoleta,* traitée comme *Lutraria elliptica.* Durée de la fermeture des valves = 5s4. Avril 1904.

Ces rapidités de contraction, très différentes, sont en rapport, au moins en partie, avec les valeurs de l'angle de croisement apparent des fibrilles de leurs fibres constitutives (voir p. 948). Trois courbes ont été reproduites (fig. 13, 14 et 15).

6° Chez le *Pecten*, la courbe de contraction du muscle adducteur est identique à celle du tétanos d'un muscle strié (fig. 18).

B. — Muscles réduits à l'une de leurs parties constitutives.

J'ai opéré sur l'Huître et le *Pecten*, en désinsérant l'une des parties du muscle adducteur, à l'aide d'une fenêtre ouverte dans la valve plane près de l'insertion de ces muscles. Les animaux ainsi mutilés ont pu vivre pendant plusieurs jours, ce qui autorise à prendre en sérieuse considération les conclusions qui découlent des enregistrements effectués.

Chez l'Huître, la courbe de contraction du muscle vitreux rappelle, dans sa première partie, celle du muscle complet, mais la deuxième partie présente une

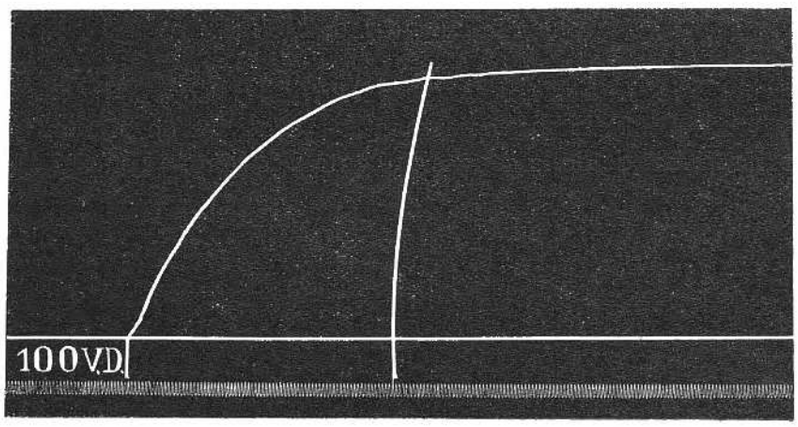


FIG. 16. — *Ostrea edulis* dont la partie nacrée du muscle adducteur a été sectionnée et ouverte dans l'air. Excitation du muscle vitreux par électrodes fines introduites dans son intérieur et dans lesquelles un courant induit est lancé. Durée de la fermeture des valves = 0s76. Novembre 1903.

longue concavité inférieure, de sorte que la durée de fermeture des valves est notablement augmentée (fig. 16, à comparer avec la fig. 13). La courbe du muscle nacré est une droite très peu inclinée sur l'horizontale de départ et dont la pente diminue de plus en plus; ce muscle a donc une contraction très lente et son relâchement est encore beaucoup plus lent (fig. 17).

Chez le *Pecten*, le muscle vitreux seul, soumis à un choc d'induction, donne une secousse identique à celle du gastrocnémien de Grenouille et dont le raccourcissement est loin d'amener les valves au contact. Soumis au courant induit d'une

bobine, il donne la même courbe de contraction que les deux parties réunies, mais, malgré la continuation de l'excitation, ce muscle commence à se relâcher au bout de 1,5 seconde. Avec la partie nacrée seule, le courant induit donne une contraction enregistrée sous la forme d'une droite beaucoup plus inclinée qu'avec le muscle nacré de l'Huître, comparable à celle de *Mytilus edulis* et plus inclinée même que celle obtenue avec *Dosinia exoleta* (9).

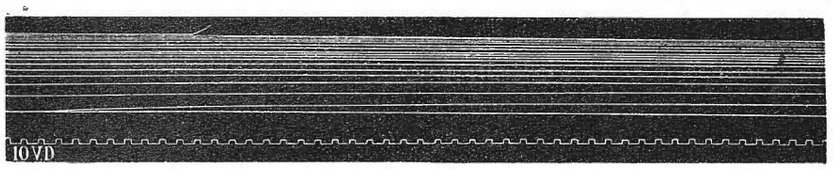


FIG. 17. — *Ostrea edulis* dont la partie vitreuse du muscle adducteur a été sectionnée alors qu'elle était ouverte. Même mode d'excitation que précédemment. La fermeture des valves est très lente et sa vitesse diminue de plus en plus. Novembre 1903.

De ces enregistrements on peut tirer les conclusions suivantes :

1° Chez le *Pecten*, le muscle nacré n'intervient aucunement pour la fermeture des valves, qui est aussi rapide sans son intervention qu'avec elle. Cette fermeture, en effet, dure 0,07 seconde, et pendant ce temps, le muscle nacré, par sa contraction propre, n'aurait pu effectuer qu'à peine le 1/50 du raccourcissement total nécessaire pour la fermeture complète des valves. Mais l'intervention du muscle nacré en sperrung est indispensable pour le maintien de la fermeture des valves.

2° Chez l'Huître et la plupart des autres Acéphales à muscles adducteurs hétérogènes, la durée de la fermeture des valves, spécialement celles de la deuxième partie, est nettement augmentée (presque doublée) par la suppression de l'action propre du muscle nacré. Comme pour le *Pecten*, en raison de la très grande lenteur de la contraction de ce muscle vis-à-vis de celle du muscle vitreux, on ne peut faire intervenir sa contraction propre. Le ralentissement de la deuxième partie de la fermeture des valves est attribuable à l'augmentation de la résistance élastique du ligament que doit vaincre le muscle vitreux, en l'absence de l'aide que lui apporte normalement la force élastique de distension du muscle nacré.

3° Pour le maintien de la fermeture des valves, la sperrung des muscles nacrés est indispensable, mais son action est relativement bien moins importante que chez le *Pecten*.

(9) Les fibres du muscle nacré du *Pecten* ont des fibrilles anastomosées latéralement, dont l'angle aigu de croisement atteint 45° à l'état de rétraction complète. Au point de vue fonctionnel, elles se comportent comme deux systèmes de fibrilles héliçoïdales enroulées en sens inverses, et il n'est pas étonnant que sa rapidité de contraction soit assez grande d'après ce qui a été dit précédemment.

4° Les Acéphales qui ont des muscles adducteurs entièrement nacrés (Mya) peuvent maintenir leurs valves très longtemps fermées, alors que ceux qui ont des muscles entièrement vitreux (*Lutraria, Pholas, Solen*) ne peuvent maintenir leurs valves fermées que pendant un temps relativement court.

C. — Muscles séparés complètement des viscères du Mollusque, complets ou avec une de leurs parties supprimées.

Pour avoir les muscles adducteurs dans ces conditions, on éviscère complètement les Mollusques à l'aide d'une fenêtre pratiquée dans l'une de leurs valves, en prenant bien garde de ne pas dilacérer ces muscles, mais en enlevant bien les ganglions nerveux qui y sont accolés dans certains cas. Au bout d'un temps plus

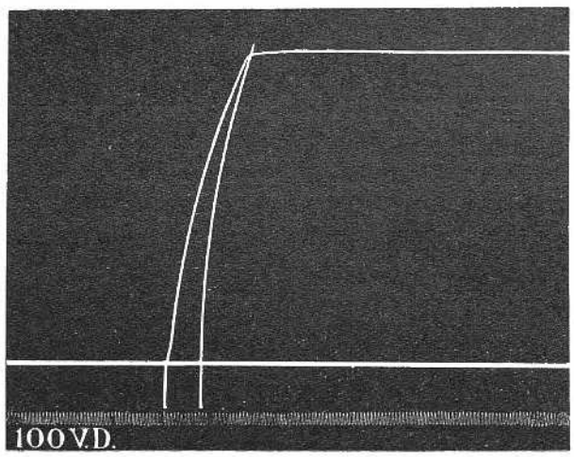


FIG. 18. — *Pecten varius* traité comme *Lutraria elliptica*. Durée de la fermeture des valves = 0s1. Septembre 1905.

ou moins long, les valves commencent à bâiller, et ce bâillement augmente jusqu'à atteindre une valeur maximum qui reste invariable. On peut encore provoquer un commencement d'ouverture du Mollusque à une douce chaleur et en profiter pour introduire entre ses valves des tasseaux de bois de plus en plus épais, jusqu'à ce que cette ouverture soit convenable, et l'on procède ensuite à l'éviscération complète. Quand il s'agit d'opérer seulement sur le muscle vitreux, la section du muscle nacré fait bâiller rapidement les valves et l'on peut procéder tout de suite aux enregistrements. Dans ces conditions, on opère sur les muscles adducteurs avec la même facilité que sur le gastrocnémien de Grenouille. J'ai fait d'assez nombreuses expériences sur les Acéphales, dont j'avais déjà étudié la contractilité des muscles adducteurs dans les conditions physiologiques. J'ai reproduit seulement un graphique avec légende détaillée relatif au muscle nacré de *Pecten varius* (fig. 19).

Voici les conclusions qui en résultent :

1° La partie nacrée des muscles adducteurs sur l'Acéphale éviscéré se comporte comme ces parties dans les conditions physiologiques sur l'animal intact.

2° Au contraire, la partie vitreuse ou l'ensemble des deux parties présente une contraction nettement ralentie par rapport à celle que l'on peut obtenir sur l'animal intact.

3° Par ordre d'efficacité décroissante pour provoquer des contractions, on peut ranger les excitants électriques dans l'ordre suivant : courant induit d'une bobine, fermeture d'un courant constant, choc d'induction de rupture, choc d'induction de fermeture, ouverture d'un courant constant préalablement

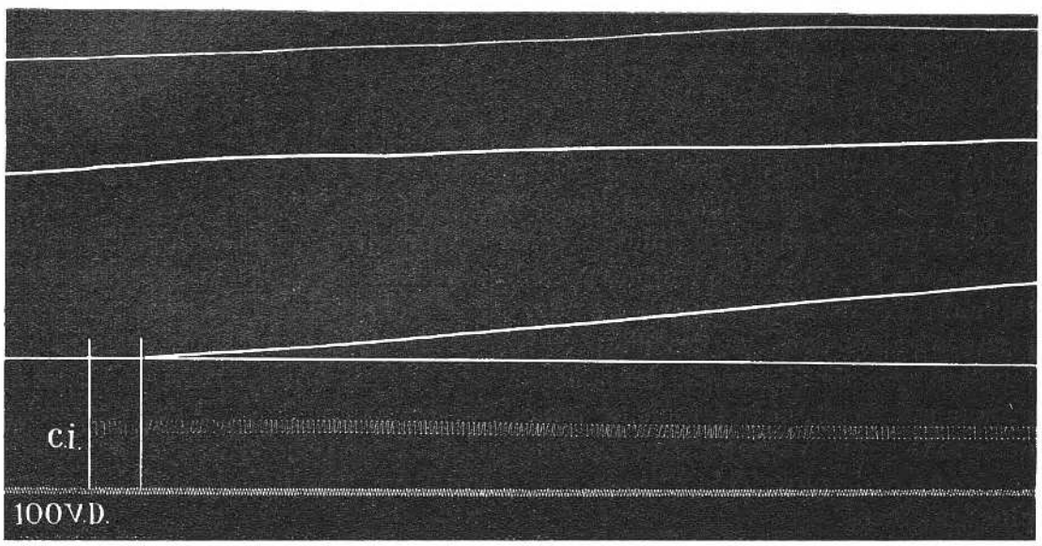


FIG. 19. — *Pecten varius* éviscéré, alors que les valves bâillaient et étaient maintenues écartées, partie vitreuse du muscle adducteur sectionnée. Excitation de la partie nacrée du muscle adducteur par un courant induit. La fermeture des valves, lente et presque complète, se continue alors que l'excitation a cessé; celle-ci a été continuée pendant un peu moins d'un tour de cylindre (*t.p.* = 0s16). Septembre 1906.

établi. Le courant induit entraîne la fermeture des valves, même quand il n'est pas prolongé pendant toute la durée du mouvement. La fermeture d'un courant constant peut parfois aboutir au même résultat, mais non toujours. L'ouverture d'un courant constant à la suite d'une fermeture est bien moins efficace. Quant au choc d'induction, il n'entraîne que des mouvements peu étendus. Les contractions limitées persistent pendant un temps très long, même pour les parties vitreuses. Quand la fermeture des valves est obtenue, elle est assez durable, mais il ne s'établit pas une véritable sperrung pour les parties nacrées, comme cela a lieu sur l'animal intact.

CONCLUSIONS GENERALES

Les Acéphales ont des muscles adducteurs admirablement organisés pour remplir leurs fonctions, un peu spéciales, avec un minimum de dépense d'énergie.

1° Chez quelques-uns (*Lutraria, Pholas, Solen*), enfouis habituellement dans le sable, dans la vase ou dans des trous qu'ils creusent dans les rochers, les valves sont habituellement bâillantes et leurs muscles adducteurs n'ont à effectuer que des contractions assez rares et de peu de durée. Ces muscles, d'aspect vitreux, sont formés de fibres à fibrilles héliçoïdales, analogues à celles du manteau des Céphalopodes. A la suite d'une excitation unique et brève, ils se contractent assez rapidement, mais leur relâchement est beaucoup plus lent. Une excitation prolongée (courant induit d'une bobine) ne peut les maintenir en état de raccourcissement complet que pendant un temps très court, après lequel ils commencent à se relâcher. Ils jouissent à la fois des propriétés des muscles striés pour leur phase de raccourcissement, qui est brève, et de celles des muscles lisses pour leur phase de relâchement, qui est très lente.

2° Chez le plus grand nombre, les valves, outre les mouvements d'ouverture et de fermeture plus ou moins rapides qu'elles ont à exécuter, doivent encore rester fermées pendant de longues périodes, en luttant contre la résistance élastique du ligament, parfois très grande, sans dépense d'énergie. Les muscles comprennent alors deux parties d'aspect très différent, accomplissant chacune une fonction spéciale : le muscle de mouvement, d'aspect vitreux, analogue à ceux du groupe précédent, et le muscle de tonicité ou de sperrung, doué de la propriété de se raidir, à une longueur quelconque, pour résister à tout effort d'allongement, en dehors de la propriété de se raccourcir très lentement et de se relâcher encore plus lentement.

3° Chez les Pectènides, le contraste est encore plus grand entre les deux parties du muscle adducteur : le muscle de mouvement est du type strié et a les mêmes propriétés que les muscles squelettiques les plus rapides des Vertébrés. Le muscle de sperrung a un fonctionnement assez compliqué pour le développement et la disparition de cette propriété; d'autre part, ses contractions et relâchements sont bien plus rapides que ceux des muscles nacrés des autres Acéphales.

Mais le *Pecten* est un type extrême, en raison de son genre de vie spécial, et si l'on considère la série des Acéphales rangés par ordre de rapidité décroissante de la contraction de la partie vitreuse de leurs muscles adducteurs, on constate que, parallèlement, la durée de leur décontraction augmente. D'autre part, pour les parties nacreés de ces muscles adducteurs, les mêmes propriétés se manifestent parallèlement ; elles ont aussi une rapidité de contraction de moins en moins grande et leur décontraction devient de plus en plus lente (parfois plusieurs heures). Dans ces conditions, il est permis de se demander où finit la décontraction normale et où commence la vraie sperrung.

Faculté des Sciences et Ecole de Médecine de Besançon.

BIBLIOGRAPHIE

MARCEAU, F., Recherches sur la Morphologie, l'Histologie et la Physiologie comparées des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, n° 6, novembre 1909.)

(La bibliographie indiquée dans ce mémoire doit être complétée par la liste suivante de travaux.)

ANTHONY, R., Contribution à l'étude du mode de vie et de la locomotion du *Pecten*. (*Bull. Mus. Océan. de Monaco* [1906].)

BETHE, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 142, S. 291, 1911.

BUDDENBROCK VON, Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung *Pecten*. (*Sitzungesber. d. Acad. Heidelberg*, Bd. II, 1911.)

DAKIN, Liverpool Marine Biol. Com. Mémoire XVII. *Pecten* (1909).

DREW, The Circulatory and Nervous System of the Giant Scallop (*Pecten tenuicostatus*). (*Biol. Bull. of the Marine Biol. Lab. Woods Hall. Mass.*, vol. 12 [1907].)

FICK, A., Mecanische Arbeit und Wärmeentwicklung. (*Internationale Bibliothek*, Bd. 51. Leipzig, 1882.)

GRÜTZNER, P., Die glatten Muskeln. (*Ergeb. d. Physiol.*, Bd. 3, II abt., 1904.)

NOYONS und VON UEXKÜLL, Die Härte der Muskeln. (*Zeitschr. f. Biol.*, 1911.)

PARNAS, J., Energetik glatter Muskeln. (*Physiologischen Abteilung der zoologischen Station zu Napel*. Bonn, 1910.)

PAWLOW, J., Wie die Muschel ihre Schale öffnet. (*Pflüger's Archiv.*, t. XXXVIII, pp. 6-32 [1885].)

RAWITZ, B., Das Zentrale Nervensystem der Azephalen. (*Zeitschr. Naturw.*, Bd. 20. Iena [1887].)

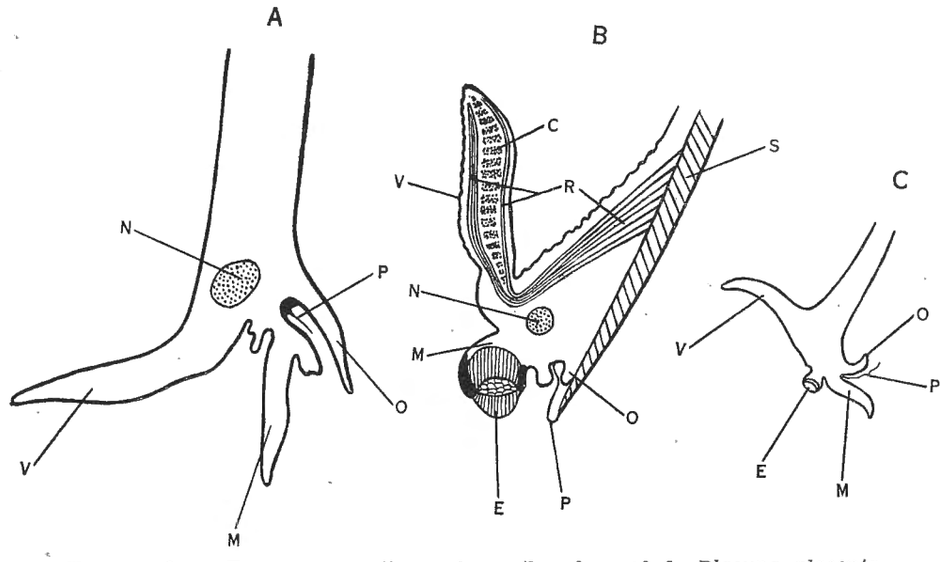
SHERRINGTON, On plastic Tonus and proprioceptive Reflexes. (*Quart. Journ. of Exper. Physiol.*, vol. 2 [1909].)

UEXKÜLL VON, Studien über der Tonus VI. Die Pilgermuschel. (*Zeitschr. f. Biol.*, Bd. 58, N. F. 40, 1912.)

VLÈS, F., Mécanisme de la nage du *Pecten*. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 143 [1906].)

6. — THE VELUM

In the words of Pelseneer (1906) the margins of the mantle in the Lamellibranchia « normally present reduplications, generally three in number, and in the Pectinidae the most internal of these is turned in to form the « velum »». This inwardly directed « pallial curtain » is essential to all lamellibranchs in which the pallial margins are not fused because it is of vital importance, as shown above, in the formation of the temporary inhalent and exhalent apertures by means of which the amount of water which enters the mantle cavity is

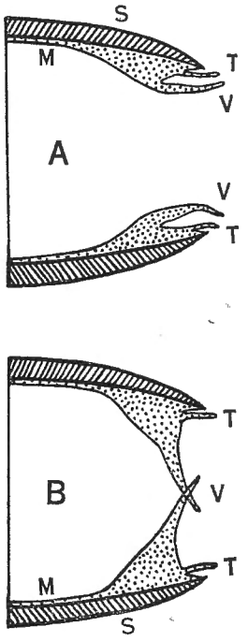


TEXT-FIG. 9. — Transverse sections of mantle edges of **A**, *Placuna placenta* (HORNELL, 1909); **B**, *Pecten* sp. (BUDDENBROCK, 1911); **C**, *Spondylus gaederopus* (DAKIN, 1928, *a*). *C*. circular muscle in velum; E, eye in middle fold; M, middle fold of mantle edge; N, nerve; O, outer, secretory, fold of mantle edge; P, periostracum; R, radial muscles of velum; S, shell; V, velum or inner fold of mantle edge.

controlled. This has been clearly shown by Hopkins (1933), see Text-figure 10. It is present in all the genera considered in this paper, being only *relatively larger* in the swimming species owing to the greater gape in these.

In the Anomiacea, as exemplified by *Anomia* and *Placuna*, the mantle edges are divided into three folds. The condition in *Placuna* is shown in Text-figure 9, A, in *Anomia* the velum is relatively a little smaller. The same conditions prevail in the Pectinacea, such as *Pinctada*, *Pteria*, *Pecten* (Text-fig. 9, B), *Spondylus* (Text-fig. 9, C), *Plicatula* and *Lima*. In *Plicatula*, Watson (1930) states that the velum is confined to a small ridge. This is clearly correlated with the small size of the quick muscle indicating that this animal probably lives in water largely free from sediment. In *Spondylus* there is a well-developed velum

but the middle fold is only slightly developed. Dakin (1928*a*) states that it is absent and that the outer fold is subdivided and bears eyes and tentacles on the inner side. It seems more probable, however, judging from conditions in allied genera, that the eyes and tentacles in *Spondylus* represent the middle fold. Dakin's figure (reproduced in Text-fig. 9, C) bears out this impression. Amongst the Ostraeacea, both *Ostrea* and *Pinna* have three folds. In *Ostrea* the middle one is small and the velum, though of the greatest functional importance, is not so large as in the Pectinidae. In *Pinna* the two outer folds are small but the velum is very large, especially in the posterior region where the gape is widest and the inhalent current is drawn in. In association with the peculiar habits of this animal, which lives with the anterior end downward almost buried in mud, there are two additional folds in the inhalent chamber. These are situated some distance within the velum with which they merge in the region of the foot anteriorly and of the intermantle septum posteriorly. They enclose a groove in which, as Stenta (1903) and Grave (1909) have shown, waste matter is carried upwards for eventual ejection.



TEXT-FIG. 10.
Diagrammatic cross-sections through edge of open shell of *Ostrea gigas*. **A**, velum drawn back to permit free flow of water; **B**, velum extended and so closing aperture. M, mantle; S, shell; T, tentacles on middle fold of mantle edges; V, velum with tentacles
(after HOPKINS, 1933).

In all cases the outer fold is secretory in function. It produces the shell, the periostracum (Text-fig. 9, P) being formed at the base of the groove on its inner side. The middle fold is usually sensory. It bears eyes (E) in the Pectinidae and in *Spondylus* and also sensory tentacles (except in *Pinna*). Tectacles may also occur on the edge of the velum as in the Pectinidae and in *Ostrea* (Text-fig. 10, T), while in *Pinna* they are confined to the velum and there only in the posterior region.

The innermost fold constitutes the velum. This is highly muscular, a necessity in view of the frequent and extensive movements it performs. Radial muscles (Text-fig. 9, B, R) attached to the shell at the pallial line, extend up both inner and outer sides of the velum, while between these are circular muscles (Text-fig. 9, B, C). Contraction or relaxation of these three sets of muscles, in conjunction with the forcing in of blood to cause distension, are responsible for the movements executed by the velum (Text-fig. 10).

Although an essential part of the swimming mechanism, the velum, as already noted, has certainly arisen in the first place as a part of the feeding and cleansing mechanism in lamellibranchs of this type. Dakin (1928*a*), states that in *Spondylus*, although the animal is cemented, the velum is almost as well developed as it is in *Pecten*. It is interesting in this connection to note that in

Tridacna (Yonge, 1936) the mantle edges are also divided into three well-defined horizontal folds, of which the innermost is developed to a remarkable extent, in this case for harbouring zooxanthellae. The mantle edges are amongst the many structures exploited in the course of adaptation by the Lamellibranchia.

7. — SENSE ORGANS

Three types of sense organs are associated with the swimming habit, eyes and tentacles on the mantle edges, and the statocyst. Tentacles and statocysts are present in all cases, well-developed eyes occur in all species of the Pectinidae and *Amussium*, except those from abyssal seas (Pelseneer, 1888), also in *Spondylus*, and comparatively poorly developed in *Lima excavata* and *L. squamosa* but absent in *L. inflata* and *L. hians* (see Dakin [1928*b*] for a review of this subject and for literature). In other monomyarian Filibranchs and in the Ostraeacea eyes are absent.

It is necessary to consider whether these sense organs have arisen as a result of the swimming habit and, if not, to what extent they have been further developed as a result of new needs imposed by this habit. Tentacles are present around the inhalent opening in all lamellibranchs, they possess clusters of sense cells or definite receptor organs, with nerves running from them. These presumably receive tactile or chemical stimuli. The tentacles which surround the mantle edges of the monomyarian genera under consideration represent the extension around the mantle of the more localized tentacles in the siphonate genera. They are actually most highly developed in *Lima*. Their primary function there appears to be the direction of the food currents. This is certainly true of *L. hians* when the animal is expanded within its nest (personal observation).

The presence of extremely well-developed eyes in all swimming lamellibranchs with the exception of *Lima hians* might be considered the direct result of this habit. Dakin (1928*b*) considers that their presence in *Spondylus* is due to the probable descent of this genus from *Pecten*. But against this we have the fact that *Lima excavata*, which does not swim, possesses eyes, while *L. hians* does not. Moreover pallial eyes are present in a variety of genera which do not swim and the ancestors of which did not swim, for instance in *Arca*, *Glycimeris* and *Cardium*, while in *Tridacna* (Yonge, 1936) the inner mantle lobes possess hyaline organs which serve to illuminate the inner mantle tissues for the benefit of the zooxanthellae and which have a similar structure, and possibly a similar origin, to the lens of the pallial eyes in other genera. Other genera again possess pigment spots which may have a certain capacity for the reception of the stimulus of light. There is no reason for thinking that pallial eyes arose in direct association with the assumption of the swimming habit.

The tactile and light receptive powers of the tentacles and eyes are possibly of value in the initiation of reflex movements concerned with swimming, notably those of the velum. Dakin (1928*b*), however, doubts whether a reduction in the pallial eyes of *Pecten* would lead to unfitness for swimming. He considers that their development is the result of orthogenesis. This, he further holds, would account for their retention without loss of elaboration in *Spondylus*. In the absence of experimental evidence as to the value of these eyes it is difficult to take any definite standpoint on this matter.

Statocysts are present in all lamellibranchs though poorly developed in fixed genera, such as *Ostrea*. They can seldom be of such value as they are in the swimming species. The statocysts in *Pecten*, as Buddenbrock (1911, 1915) has shown, are unique amongst those of bilaterally symmetrical animals, owing to the fact that the posture of *Pecten* when swimming is horizontal. Although two statocysts are present Buddenbrock has shown that the nerves from both mantle lobes communicate exclusively with the left statocyst, all reflex movements associated with movement and orientation being initiated by this one receptor. Studnitz (1931) states that in *Lima*, where the posture when swimming is vertical, there is no such asymmetry.

8. — DISCUSSION

Evidence has been put forward in this paper in support of the view that the power of swimming possessed by certain Lamellibranchia is secondary, all the modifications which have made it possible having been evoluted in the first place in response to the needs of monomyarians originally attached by the byssus. It was not until this idea had been developed independently that it was found that it had already been put forward by Drew (1906). Referring to the water currents produced for cleansing purposes he states that as this « is primarily of service in cleansing the mantle chamber and is used habitually for locomotion by only a few forms, it seems quite possible that those forms that do use it for locomotion may have simply perfected an already existing mechanism primarily designed for another purpose ». Drew did not, however, develop this suggestion.

It has been shown that the necessary change in shape of the shell with the accompanying loss of the anterior adductor was due to the assumption of a fixed habit, attachment by a byssus. Possible causal influences have been suggested by Douvillé. This was accompanied by retention of the open mantle which afforded the animal a wider surface for feeding which may have had selective value. This led to a greater danger from sediment, the supreme danger to which all sedentary animals with ciliary feeding mechanisms are exposed. This was met by greater elaboration of cleansing mechanisms. This involved ciliary mechanisms on the gills, palps and especially on the mantle by means of which excess material was collected and accumulated in definite regions. It also involved

the adductor and velum, responsible respectively for the force with which and the direction in which these accumulations were expelled. The great development of the velum was also of primary importance by permitting the formation of local inhalent and exhalent apertures.

It would appear that waste material was originally always ejected ventrally and that only in certain specialized cases was this process transfered to the dorsal side. This appears to have been associated with the extension of the gills posteriorly. This process, which finds final expression in all swimmers and their immediate allies, is indicated in *Pinctada* where, as shown by Herdman (1904), waste matter is carried along the mantle to the posterior extremity of the gills which are situated some distance posterior to the mid-ventral line. The further extension of the site of ejection to the posterior side of the auricles, as shown in *Pecten* (see Text-fig. 5, B), would appear to have resulted, owing to the great distance that material had to be carried if transported from the extreme anterior end, to the appearance of a second site of ejection at the anterior side of the auricles. The advantage to fixed animals of cleansing ejection in these regions is clear. It enabled them to remove waste matter without greatly disturbing the water ventrally from which the feeding currents are drawn. Instead of water entering and being ejected in the same regions it passed through the mantle cavity, in ventrally and out dorsally (1). In all such animals the capacity for ventrally-directed movements, i. e. the true swimming movements of Lamellibranchia, was latent; others could at best execute no more than escape movements. The various adaptations possessed by these swimmers are, as already shown, no more than further elabarations of those already developed for the purpose of cleansing, the solitary exception being the functional asymmetry of the statocysts in *Pecten*.

The phylogenetic relationships of these monomyarians has been discussed at great length by Jackson (1890). Further consideration of this matter lies beyond the scope of this paper but a few comments on the *functional aspect* of these changes may not be out of place.

The original ancestors of all of these animals were undoubtedly dimyarians attached by a byssus. The change in shape of the shell and the gradual assumption of the monomyarian condition with the foot and byssus at the extreme anterior end followed, possibly as a result of the agencies suggested by Douvillé. It seems more than probable that these changes took place in *clear water free from sediment*, i. e. near the summit of rocks or reefs, probably in the surf region. This view fits in well with that of Douvillé who postulates moving water as responsible to a large extent for the change in form of the body. Certainly

(1) The evolution of this type of cleansing mechanism possibly explains the great success and wide distribution of the Pectinidae.

the final attachment at the anterior end enables the animals to be moved about freely with little risk of damage.

The descent into deeper and more sediment-laden waters must have been accompanied by the evolution of more efficient cleansing mechanisms involving modifications of the ciliary mechanisms on the gills, palps and mantle and also of the adductor and velum. It is certainly the possession of more efficient mechanisms of this type that has enabled *O. virginica* and *O. angulata* to extend into muddier water than *O. edulis*.

The evolution of these mechanisms opened the way to a variety of alternatves, the most important of which will be briefly considered.

I. — Before the monomyarian condition had been completely attained efficient cleansing mechanisms were evolved and the animal descended into a muddy environment. Such conditions are typified by *Pinna* which retains the byssus and lives rooted in mud or soft sand and has evolved characteristic means for the removal of waste matter from the mantle cavity.

II. — After assumption of the monomyarian condition and the evolution of mechanisms for resisting sedimentation, individuals extended their vertical range, i. e. *Pteria, Malleus, Pinctada.*

III. — Further specialization led to the condition found in *Monia* where the animal is attached by a calcified byssus with one valve closely applied to the substratum. Further development in cleansing mechanisms enabled these animals to extend their vertical range greatly.

IV. — From the same stock as III evolved animals which lost the byssus attachment but, owing to their power of resisting the effect of sediment, were able to exist on a soft mud bottom, i. e. *Placuna.*

V. — From members of II which evolved cleansing mechanisms involving the removal of waste material dorsally on either side of the hinge, there further evolved animals which lost, completely or partially, the byssus attachment and became free-living. By a further elaboration of the adaptations concerned with cleansing they acquired the power of swimming, i. e. *Lima, Pecten, Amussium.*

VI. — From V may have evolved, by processes indicated by Jackson (1890), Dakin (1928*a*), and Watson (1930), other forms which are cemented, namely *Plicatula* and *Spondylus*. The former is probably the older of these, for reasons given by Watson which include the loss of the foot which is still present in *Spondylus*. The presence of hinge teeth in both genera can be accounted for on the assumption made by Jackson (1890) that they are « a modification of the auricular crurae charac-

teristic of most Pectens and especially Amussium ». For reasons already given there is evidence that these animals have gone back to life in comparatively clear water.

VII. — Loss of the byssus and attachment by cementation may occur before descent into deeper water and the full evolution of cleansing mechanisms. This would appear to have taken place in the Ostreidae. Further evolution after the development of cementation and the subsequent loss of the foot accounts for the varying habitat of different species of this family (Nelson, 1936).

As this rough survey indicates, the evolution of the swimming habit is no more than one line of evolution made possible by the initial change from the dimyarian to the monomyarian condition, with the subsequent acquisition of elaborate cleansing mechanisms which enabled these forms to extend into more sediment-laden waters than those in which they originally evolved.

9. — SUMMARY

1. In the Lamellibranchia alone amongst the Mollusca the ability to swim is not associated with a reduction of the shell.

2. Previous work on the mechanism of swimming in *Pecten* and *Lima* is discussed and the ability to swim shown to depend on modifications in four sets of organs, shell, adductor, velum and receptors.

3. The assumption of the monomyarian condition is probably the result of byssal fixation.

4. The increase in size of the quick muscle and the appearance of transverse striations in this are due to the need for efficient cleansing mechanisms. This is also the reason for the increase in the size and activity of the velum. Dorsal rejection of waste material has made possible swimming, as apart from escape, movements.

5. With the exception of the functional asymmetry of the statocyst in *Pecten* (shown by Buddenbrock), the adaptations present in swimming Lamellibranchia are no more than further developments of those originally acquired for the efficient cleansing of the mantle cavity.

10. — REFERENCES

ANTHONY, R., 1918, Réflexions à propos de la genèse de la striation musculaire sous l'action des causes qui la déterminent. La question de la structure des fibres à contractions rapides dans les muscles adducteurs des Mollusques acéphales. (*Arch. Zool. exp. gén.*, LVIII, 1-10.)

BAYLISS, L. E., BOYLAND, E. & RITCHIE, A. D., 1930, The Adductor Muscle of Pecten. (*Proc. Roy. Soc. Lond.*, B, CVI, 363-376.)

BRÜCK, A., 1914, Die Muskalatur von *Anodonta cellensis* Schröt. (*Z. wiss. Zool.*, CX, 481-619.)

BUDDENBROCK, W. v., 1911, Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten. (*Sitz. Heidelberger Akad. Wiss., Jahrg. 1911, 28 abhandl.*)

— 1915, Die Statocysten von Pecten, ihre Histologie und Physiologie. (*Zool. Jahrb., abt. allg. Zool. Physiol.*, XXXV, 301-356.)

DAKIN, W. J., 1909, Pecten. (*Liverpool Mar. Biol. Comm. Memoirs*, No. 17.)

— 1928*a*, The Anatomy and Phylogeny of *Spondylus*, with a particular reference to the Lamellibranch Nervous System. (*Proc. Roy. Soc. Lond.*, B, CIII, 337-354.)

— 1928*b*, The Eyes of *Pecten*, *Spondylus*, *Amussium* and allied Lamellibranchs, with a short Discussion on their Evolution. (*Ibid.*, CIII, 355-369.)

DOUVILLÉ, H., 1912, Classification des Lamellibranches. (*Bull. Soc. Géol. France* [4], XII, 419-467.)

DREW, G. A., 1906, The Habits, Anatomy, and Embryology of the Giant Scallop (*Pecten tenuicostatus* Mighels). (*Univ. Maine Studies*, No. VI.)

GRAVE, B. H., 1909, Anatomy and Physiology of the wing-shell, *Atrina rigida*. (*Bull. U. S. Bur. Fish.*, XXIX, 409-439.)

GROBBEN, C., 1892, Beiträge zur Kenntniss des Baues von *Cuspidaria* (*Neaera*) *cuspidata* Oliv., nebst Betrachtungen über das system der Lamellibranchiaten. (*Arb. zool. Inst. Wien*, X, 101-146.)

GUTSELL, J. S., 1931, Natural History of the Bay Scallop. (*Bull. U. S. Bur. Fish.*, XLVI, 569-632.)

HERDMAN, W. A., 1904, Anatomy of the Pearl Oyster (*Margaritifera vulgaris* Schum.) (*Rpt. Pearl Oyster Fish. Gulf Manaar, Roy. Soc. Lond.*, II, 37-76.)

HOPKINS, A. E., 1933, Experiments on the Feeding Behavior of the Oyster, *Ostrea gigas*. (*J. Exp. Zool.*, LXIV, 469-494.)

HOPKINS, H. S., 1930, Muscular differentiation in oysters exposed for diverse periods of time. (*Anat. Record*, XLVII, 305.)

HORNELL, J., 1909, Report upon the Anatomy of *Placuna placenta*, with notes upon its Distribution and Economic Uses. (*Rpt. Mar. Zool. Okhamandal*, I, 43-97.)

JACKSON, R. T., 1890, Phylogeny of the *Pelecypoda*. The *Aviculidae* and their allies. (*Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, IV, 277-400.)

KELLOGG, J. L., 1915, Ciliary Mechanisms of Lamellibranchs with descriptions of Anatomy. (*J. Morph.*, XXVI, 625-701.)

LACAZE-DUTHIERS, H. DE, 1902, Morphologie de *Tridacna elongata* et de *Hippopus*. (*Arch. Zool. exp. gén.* [3], X, 99-212.)

MARCEAU, F., 1909, Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparées des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. (*Arch. Zool. exp. gén.* [5], II, 295-469.)

MILLER, R. C., 1924, The Boring Mechanism of Teredo. (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, XXVI, 41-80.)

NELSON, T. C., 1921, Report of the Department of Biology of the New Jersey Agricultural College Experimental Station. For the Year ending June 30, 1920.

— 1936, A Comparison of the Feeding Mechanism in three Species of Oysters. (Unpublished.)

ORTON, J. H., 1912, The Mode of Feeding in *Crepidula*, etc. (*J. Mar. Biol. Assoc.*, *N. S.*, IX, 444-478.)

PELSENEER, P., 1888, Report on the Anatomy of the Deep-Sea Mollusca. (*Rpt. Sci. Results « Challenger »*, *Zoology*, XXVII, 1-42.)

— 1906, A Treatise on Zoology. Edited by E. Ray Lankester. Pt. V, *Mollusca*.

— 1911, Les Lamellibranches de l'expédition du « Siboga ». Partie antomique. « Siboga-Expeditie », 53*a*.

RIDEWOOD, W. G., 1903, On the Structure of the Gills of the Lamellibranchia. (*Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B., CXCV, 147-284.)

STAFFORD, J., 1913, The Canadian Oyster. Ottawa.

STENTA, M., 1903, Zur Kenntniss der Strömungen im Mantelraume der Lamellibranchiaten. (*Arb. zool. Inst. Wien*, XIV, 211-240.)

STUDNITZ, G. v., 1931, Die Morphologie und Anatomie von *Lima inflata*, der Feilenmuschel, nebst biologischen Untersuchungen an *Lima hians* Gmel. (*Zool. Jahrb., abt. Anat. Ont. Tiere*, LIII, 199-316.)

WATSON, H., 1930, On the Anatomy and Affinities of *Plicatula*. (*Proc. Malacol. Soc. Lond.*, XIX, 25-31.)

WOODWARD, M. F., 1898, On the Anatomy of *Mulleria Dalyi* Smith. (*Proc. Malacol. Soc. Lond.*, III, 87-91.)

YONGE, C. M., 1926, Structure and Physiology of the Organs of Feeding and Digestion in *Ostrea edulis*. (*J. Mar. Biol. Assoc.*, *N. S.*, XIV, 295-386.)

— 1928*a*, Feeding Mechanisms in the Invertebrates. (*Biol. Reviews*, III, 21-76.)

— 1928*b*, Structure and Function of the Organs of Feeding and Digestion in the Septibranchs, *Cuspidaria* and *Poromya*. (*Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B., CCXVI, 221-263.)

— 1935, Mode of Life, Feeding, Digestion and Symbiosis with Zooxanthellae in the *Tridacnidae*. (*Sci. Rpts., G. Barrier Reef Exped., Brit. Mus.* [*Nat. Hist.*], I, 283-321.)

SUR LA CROISSANCE DE QUELQUES CORAUX DES RÉCIFS DE L'ILE D'EDAM (BAIE DE BATAVIA)

PAR

H. BOSCHMA (Leiden).

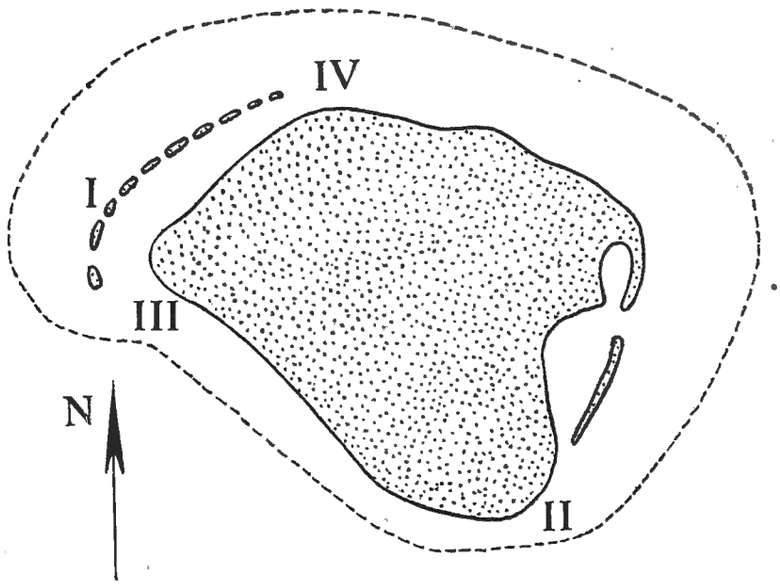
En 1921 et en 1922, j'ai fait quelques observations concernant la rapidité de la croissance de certains coraux de récifs. Ces observations concernent 74 échantillons, dont 28 appartiennent à l'espèce *Psammocora contigua* (Esper), tandis que les autres représentent diverses autres espèces. Comme il existe jusqu'à présent relativement peu de données sur la rapidité de croissance des coraux, il m'a paru souhaitable de publier mes données, bien que celles-ci se rapportent à un matériel assez peu étendu. Mais comme il est possible de déduire de ces données quelques conclusions d'ordre plus général, j'ai été amené à publier cet article dans le livre jubilaire en l'honneur de M. le Prof^r^ Pelseneer.

Les observations ont été faites sur le récif de l'île d'Edam, dans la partie Nord de la baie de Batavia. Les endroits où la rapidité de croissance des coraux a été examinée sont indiqués sur la carte ci-jointe (1), par les signes I (dans la partie Ouest du récif), II (dans la partie Sud-Est), III (dans la partie Ouest) et IV (dans la partie Nord). Dans les endroits marqués I, II et III, d'assez petites colonies de coraux, ou des fragments de grandes colonies ont été pesés et fixés ensuite, à l'aide de fil de zinc, à des briques qui furent déposées dans la proximité du lieu d'origine des coraux. Après un certain temps (variant de 84 à 266 jours), tous les échantillons restés en vie ont été détachés de leur support et pesés de nouveau. Dans l'endroit IV, un certain nombre (41) de colonies de *Psammocora contigua* ont été pesées et pourvues d'un numéro de métal. Les échantillons retrouvés au bout de 114 jours, et dont le numéro pouvait être identifié avec certitude, furent de nouveau pesés. Au total la chose fut possible pour 28 sur les 41, de sorte qu'il y a de nombreuses données sur cette espèce, bien que celles-ci ne concernent qu'une période de croissance relativement courte.

---

(1) Cette carte est à l'échelle de 1 : 6000, dessinée d'après celle de l'île d'Edam, dans Umbgrove (1928, pl. IV).

Les données obtenues sont exclusivement le résultat de pesages. Il est vrai qu'il est impossible d'obtenir ainsi des chiffres exacts, vu que la quantité d'eau retenue par les colonies dépend de la nature des polypes. Toutefois, les coraux ont été pesés hors de l'eau, de sorte que les polypes se trouvaient dans un état de contraction maximale. Les efforts n'ont pas tendu à une exactitude absolue (les pesages se firent sur un pèse-lettres, attaché à un bâton fixe). Les poids obtenus furent arrondis au demi-décagramme. Les fautes qui en résultent sont d'importance minime, si l'on considère les poids trouvés.



Les dimensions des colonies de coraux qui ont servi à ces expériences n'ont pas été déterminées. Il est impossible de mesurer exactement ces colonies; il est possible tout au plus de fixer les dimensions des trois axes des colonies. Dans ce cas, on ne peut donner une idée de la grandeur de celles-ci que pour les espèces de coraux très massives, tandis que pour les espèces fortement ramifiées, on ne peut donner ainsi qu'une idée très incomplète de leur grandeur. C'est seulement pour les colonies de *Psammocora contigua* qu'un jour les dimensions des échantillons pesés ont été prises (voir tableau 7); il y a, évidemment, en général, une corrélation entre les dimensions et les poids.

Différentes circonstances ont retardé l'identification des coraux qui avaient servi aux expériences; celle-ci a seulement eu lieu il y a quelques mois. Je dois à mon ami le Dr J. Verwey le nom des espèces du genre *Acropora*.

Comme on peut le voir sur les tableaux, il n'a pas été possible de retrouver toutes les colonies qui avaient été pesées une ou plusieurs fois. Souvent le nom de l'espèce peut quand même être mentionné, parce que, lors du premier pesage, une partie de la même colonie avait été rassemblée et provisoirement munie du même numéro.

Un exposé des données obtenues suit.

A l'endroit indiqué sur la carte par le signe I, huit colonies de coraux, ou parties de colonies, ont été pesées et fixées ensuite à des briques le 25 mai 1921. Ces coraux (numérotés de 1 à 8) furent détachés de leur support le 18 août 1921 et pesés; le même jour, quatre nouveaux coraux (31 à 34) le furent également. Les coraux en question furent de nouveau pesés le 11 décembre 1921, ainsi que le 3 septembre 1922 (cette dernière fois, deux coraux morts ne furent pas pesés). Les poids des coraux, aux dates citées ci-dessus, sont exprimés en grammes dans le tableau 1.

TABLEAU 1. — Poids des coraux du groupe I à divers moments.

Numéros.	NOM	25-V-1921	18-VIII-1921	11-XII-1921	3-IX-1922
1	*Favia favus* (Forsk.)	310	340	365	400
2	*Montipora calcarea* Bern.	280	355	470	895
3	*Galaxea fascicularis* (L.)	90	170	260	650
4	*Pocillopora clavicornis* (Esper)	80	185	300	570
5	*Goniastrea retiformis* (Lam.)	300	335	385	—
6	*Acropora hebes* (Dana)	45	70	130	540
7	*Millepora alcicornis* forma *dichotoma* (Forsk.).	65	110	210	380
8	*Porites rus* (Forsk.)	115	180	230	410
31	*Pocillopora damicornis* (Pall.)...	—	175	215	—
32	*Porites lutea* M. Edw.	—	450	480	560
33	*Goniopora tenuidens* (Quelch)	—	275	380	805
34	*Goniopora* sp.	—	115	170	325

L'augmentation de poids (en grammes) des coraux du groupe I entre deux pesages consécutifs est exprimée dans le tableau 2; celui-ci montre en même temps l'augmentation de poids pendant la période comprise entre le 18 août 1921 et le 3 septembre 1922 (381 jours). Chaque valeur d'augmentation de poids est suivie de l'augmentation de poids calculée (en grammes) par 100 grammes de corail. Comme la période de 381 jours est seulement un peu plus longue que celle d'une année, l'augmentation de poids calculée ici par 100 gr. par an s'écartera fort peu de l'augmentation réelle par an.

Le 26 mai 1921, onze colonies ou parties de colonies (numéros 9 à 19) furent pesées et fixées sur des briques, à l'endroit marqué par II sur la carte. Ces coraux furent de nouveau pesés le 20 août 1921; en même temps huit autres colonies (numéros 35 à 42) furent également pesées. Le 15 décembre 1921, les coraux

TABLEAU 2. — Augmentation de poids des coraux du groupe I.

Numéros.	En 85 jours.	Par 100 grammes par an.	En 115 jours.	Par 100 grammes par an.	En 266 jours.	Par 100 grammes par an.	En 381 jours.	Par 100 grammes par an.
1	30	41.6	25	23.5	35	13.2	60	16.9
2	75	115	115	102.8	425	124.1	540	144.9
3	80	381.7	90	168	390	205.8	480	270.5
4	105	563.6	115	197.3	270	123.5	385	199.4
5	35	50 1	50	47.4	—	—	—	—
6	25	238.5	60	272	410	432.7	470	643.2
7	45	297.3	100	288.5	170	111.1	270	235.1
8	65	242.7	50	88.2	180	107.3	230	122.4
31	—	—	40	72.5	—	—	—	—
32	—	—	30	21.2	80	22.9	110	23.4
33	—	—	105	121.1	425	153.5	350	184.6
34	—	—	55	151.8	155	125.1	210	175

TABLEAU 3. — Poids des coraux du groupe II à divers moments.

Nos.	NOM	26-V-1921	20-VIII-1921	15-XII-1921	4-IX-1922
9	*Acropora prostrata* (Dana)...	130	210	325	1160
10	*Pocillopora verrucosa* (Ell. & Sol.)	350	485	680	980
11	*Echinopora lamellosa* (Esper)	145	210	325	605
12	*Platygyra phrygia* (Ell. & Sol.)	155	170	210	285
13	*Galaxea fascicularis* (L.)	150	170	220	305
14	*Hydnophora microconos* (Lam.)	90	110	155	310
15	*Millepora alcicornis* forma *platyphylla* Ehr. ...	125	150	180	—
16	*Acropora spicifera* (Dana)	195	260	370	735
17	*Seriatopora hystrix* Dana	85	210	—	—
18	*Porites lutea* M. Edw.	165	185	250	375
19	*Stylophora pistillata* (Esper)	205	315	—	—
35	*Porites haddoni* Vaughan	—	230	295	—
36	*Millepora alcicornis* forma *dichotoma* (Forsk.).	—	75	125	—
37	*Montipora ramosa* Bern.	—	75	—	1010
38	*Pavona divaricata* (Lam.)	—	185	255	350
39	*Acropora* sp.	—	45	195	—
40	*Acropora digitifera* (Dana)...	—	90	150	—
41	*Cyphastrea chalcidicum* Klz.	—	155	165	—
42	*Psammocora* sp.	—	255	350	—

encore vivants de ce groupe furent de nouveau pesés; de même le 4 septembre 1922. Les résultats sont mentionnés dans le tableau 3.

L'augmentation de poids (en grammes) des coraux mentionnés dans le tableau 3 est exprimée dans le tableau 4, qui contient aussi les calculs de l'augmentation de poids par 100 grammes de corail, de la même manière que dans le tableau 2.

TABLEAU 4. — Augmentation de poids des coraux du groupe II.

Numéros.	En 86 jours.	Par 100 grammes par an.	En 117 jours.	Par 100 grammes par an.	En 263 jours.	Par 100 grammes par an.	En 380 jours.	Par 100 grammes par an.
9	80	261.2	115	176 8	835	344.9	950	434.5
10	135	163.7	195	140.3	300	61.2	495	98
11	65	190.2	115	176.8	280	119.5	390	180.7
12	15	42.4	40	73.4	75	49.5	115	65
13	20	56.5	50	68.2	85	53.6	135	76.3
14	20	94.3	45	127.6	155	132.3	200	174.6
15	25	84.9	30	62.4	—	—	—	—
16	65	141.5	110	132.3	365	136.9	475	175.4
17	125	624.1	—	—	—	—	—	—
18	20	51.4	65	109.6	125	69.4	190	98.7
19	110	227.7	—	—	—	—	—	—
35	—	—	65	88.2	—	—	—	—
36	—	—	50	208	—	—	—	—
37	—	—	—	—	—	—	935	1197.4
38	—	—	70	118	95	51.7	165	85.7
39	—	—	150	1039.9	—	—	—	—
40	—	—	60	208	—	—	—	—
41	—	—	10	20.1	—	—	—	—
42	—	—	125	173.3	—	—	—	—

A l'endroit marqué III sur la carte. le 27 mai 1921, onze colonies ou parties de colonies de coraux (numéros 20 à 30) ont été pesées et fixées à des briques. Le 19 août 1921 ces coraux furent de nouveau pesés, et quatre autre colonies (numéros 43 à 46) furent jointes à ce groupe. Tous ces coraux furent pesés de nouveau le 19 août 1921; ceux encore en vie le furent de nouveau le 12 décembre 1921, et enfin le 3 septembre 1922. Les données de ces pesages sont contenues dans le tableau 5.

TABLEAU 5. — Poids des coraux du groupe III à divers moments.

Nos.	NOM	27-V-1921	19 VIII-1921	12-XII-1921	3-IX-1922
20	*Echinopora horrida* Dana	70	95	140	210
21	*Galaxea fascicularis* (L.)	165	205	305	—
22	*Montipora prolifera* Bern.	85	125	155	—
23	*Goniopora tenuidens* (Quelch)	200	225	300	425
24	*Lobophyllia corymbosa* (Forsk.)	355	375	—	—
25	*Favia pallida* (Dana)	115	125	155	—
26	*Cyphastrea chalcidicum* Klz.	75	85	130	—
27	*Acropora variabilis* (Klz.)	20	40	–	—
28	*Porites compressa* Dana	160	190	260	505
29	*Porites rus* (Forsk.)	190	240	315	515
30	*Acropora digitifera* (Dana)...	165	180	—	—
43	*Acropora hebes* (Dana)...	—	75	135	415
44	*Pocillopora* sp.	—	180	270	—
45	*Acropora palifera* (Lam.)	—	330	425	720
46	*Porites lobata* Dana	—	350	430	830

TABLEAU 6. — Augmentation de poids des coraux du groupe III.

Nos.	En 84 jours.	Par 100 grammes par an.	En 115 jours.	Par 100 grammes par an.	En 265 jours.	Par 100 grammes par an.	En 380 jours.	Par 100 grammes par an.
20	25	155.2	45	150.3	70	68.9	115	115.9
21	40	105.3	100	154.8	—	—	—	—
22	40	204.5	30	76.5	—	—	—	—
23	25	54.3	75	106.6	125	57.4	200	85.1
24	20	24.5	—	—	—	—	—	—
25	10	37.8	30	76.2	—	—	—	—
26	10	57.9	45	168	—	—	—	—
27	20	434.5	—	—	—	—	—	—
28	30	81.5	70	116.9	245	129.8	315	158.8
29	50	114.3	75	99.2	200	87.4	275	109.7
30	15	33.4	—	—	—	—	—	—
43	—	—	60	253.9	280	285.7	340	430.8
44	—	—	90	158.7	—	—	—	—
45	—	—	95	91.4	295	95.6	390	113.2
46	—	—	80	72.5	400	128 1	480	131.4

Le tableau 6 montre l'augmentation de poids (en grammes) des coraux figurant dans le tableau 5. Ce tableau reproduit également en grammes l'augmentation de poids par 100 gr. de corail, de même que dans les tableaux 2 et 4.

TABLEAU 7. — Psammocora contigua (Esper) (les coraux du groupe IV).

Numéros.	POIDS en grammes.		AUGMENTATION de poids en grammes.				DIMENSIONS en cm. le 10-XII-1921.		
	21-VIII-1921	10-XII-1921	En 114 jours.	Par jour.	Par an.	Par 100 grammes par an.	Longueur.	Largeur.	Hauteur.
83	25	50	25	0.22	80.0	320.2	6.5	4	4
45	25	50	25	0.22	80.0	320.2	7	4	4
72	50	85	35	0.31	112.1	224.1	6.5	6	5
58	70	105	35	0.31	112.1	160.1	7.5	6	4.5
68	70	120	50	0.44	160.1	228.7	7.5	7	5
97	80	115	35	0.31	112.1	100.1	10	6.5	5 5
86	90	160	70	0.61	224.1	249.0	9.5	7	6
43	100	150	50	0.44	160.1	160.1	8.5	6	5.5
98	105	165	60	0.53	192.1	183.0	8.5	7.5	5
61	110	175	65	0.57	208.1	189.2	11	7	5
82	125	190	65	0.57	208.1	166.5	9.5	7.5	7
41	130	190	60	0.53	192.1	147.8	8.5	7	5
90	145	190	45	0.39	144.1	99.4	9	7	7
77	150	195	45	0.39	144.1	96.1	10.5	7.5	6
93	155	220	65	0.57	208.1	134.3	10	8	5.5
69	155	220	65	0.57	208.1	134.3	9	8	7
40	160	215	55	0.48	176.1	110.1	9.5	8	5.5
37	160	220	60	0.53	192.1	120.1	10	8	6
96	180	250	70	0.61	224.1	124.5	10.5	8	7
91	190	255	65	0.57	208.1	109.5	10.5	9.5	6
74	200	300	100	0.88	320.2	160 1	12.5	7	5
56	235	330	95	0.83	304.2	129.4	10.5	9	5.5
42	250	345	95	0 83	304.2	121.7	12.5	10.5	6.5
94	285	370	85	0.75	272.1	95.5	13	10	6.5
66	295	395	100	0 88	320.2	108.5	13	10	7
60	325	430	105	0.92	336.2	103.4	12.5	10 5	7
71	360	475	115	1.01	368.2	102.3	13	10	7.5
76	490	610	120	1.05	384.2	78.4	15.5	13.5	7

Le 21 août 1921, 41 colonies de *Psammocora contigua* de différentes dimensions furent pesées à l'endroit marqué IV sur la carte. Après le pesage, chacune de ces colonies fut pourvue d'un numéro de métal. Le 10 décembre 1921, 28 de ces colonies furent pesées de nouveau. Quant aux 13 autres, une partie de celles-ci étaient endommagées, tandis que les numéros de quelques autres colonies s'étaient détachés par la rouille ou étaient devenus indéchiffrables. Le même jour les dimensions de chaque colonie (en trois sens) furent prises. Les données ainsi obtenues sont contenues dans le tableau 7, qui contient également l'augmentation de poids constatée pour chaque colonie, les valeurs de l'augmentation de poids par jour et par an, et par 100 grammes de corail en un an.

Les tableaux ci-dessus donnent tous la valeur de croissance calculée par an, par 100 gr. de colonie de coraux vivants. C'est afin d'obtenir pour tous les cas des valeurs comparables. Il importe peu de savoir si le poids d'une colonie de coraux a augmenté d'une certaine quantité en un temps déterminé; c'est seulement important si l'on peut découvrir le rapport entre l'augmentation et le poids initial. Lorsque l'augmentation de poids en un temps déterminé est connue, il est facile de calculer la valeur de l'augmentation par 100 gr. par an. La valeur calculée sera le plus conforme à la réalité, si la période séparant les deux valeurs obtenues est à peu près d'une année. Si la période écoulée entre deux observations est plus courte qu'un an, il est moins sûr que l'augmentation par 100 gr. par an, calculée sur cette base, donne une idée exacte de la croissance réelle.

Les différents coraux sur lesquels l'augmentation a été constatée sont placés dans le tableau 8, dans un ordre tel que (exception faite pour les *Psammocora contigua*) chaque pourcentage de croissance par an est suivi d'un pourcentage aussi élevé ou plus élevé que le précédent. Quant aux coraux dont la croissance a été constatée sur une période de 380 (381) jours, cette période a été maintenue dans le calcul du pourcentage de croissance. Pour d'autres, une période de 199 à 203 jours a servi de base aux calculs; ils sont marqués de * dans le tableau 8; pour d'autres encore, la période sur laquelle porte les calculs est encore plus courte, et ils sont marqués de ** dans le tableau.

Le pourcentage de croissance des échantillons qui ne sont pas marques de * ou de ** dans le tableau 8 est également connu pour des périodes plus courtes qu'un an (comparer les tableaux 2, 4 et 6); ces valeurs s'écartent souvent de celles contenues dans le tableau 8. Cela prouve que, pour être strict, on ne peut comparer que les données résultant d'observations faites sur des périodes égales. Il est cependant possible de tirer quelques conclusions générales des valeurs contenues dans le tableau 8.

L'augmentation en poids est la plus faible chez les Astréidés. Ce sont surtout les formes très massives à colonies plus ou moins sphériques (*Favia, Goniastrea, Coeloria, Cyphastrea*) qui ont peu gagné en poids. La *Lobophyllia*, forme peu ramifiée, a également peu gagné en poids. Pour la *Galaxea*, qui, il est vrai, croît en colonies plus ou moins sphériques, tout en ayant un squelette proportionnellement beaucoup moins massif que les autres genres nommés, les valeurs obte-

nues sont très divergentes (**76.3-270.5 %**). L'*Echinopora lamellosa* et l'*E. horrida* ont également des valeurs plus élevées que les espèces plus ou moins sphériques.

Psammocora sp. (n° **42**) et *Hydnophora microconos* (n° **14**) présentent des valeurs d'augmentation à peu près semblables. La *Pavona divaricata,* forme plus compacte, a beaucoup moins gagné en poids que les deux autres espèces du même groupe.

TABLEAU 8. — Pourcentage de l'augmentation de poids par an des coraux appartenant aux groupes I, II et III.

1	*Favia favus*	16.9 %	* 22	*Montipora prolifera*	151 %
** 41	*Cyphastrea chalcidicum*	20.1 %	* 21	*Galaxea fascicularis*	155.7 %
32	*Porites lutea*	23.4 %	** 44	*Pocillopora* sp.	158.7 %
** 24	*Lobophyllia corymbosa*	24.5 %	28	*Porites compressa*	158.8 %
** 30	*Acropora digitifera*	33.4 %	** 42	*Psammocora* sp.	173.3 %
* 5	*Goniastrea retiformis*	51.7 %	14	*Hydnophora microconos*	174.6 %
* 25	*Favia pallida*	63.8 %	34	*Goniopora* sp.	175 %
12	*Platygyra phrygia*	65 %	16	*Acropora spicifera*	175.4 %
** 31	*Pocillopora damicornis*	72.5 %	11	*Echinopora lamellosa*	180.7 %
13	*Galaxea fascicularis*	76.3 %	33	*Goniopora tenuidens*	184.6 %
* 15	*Millepora* forma *platyphylla*	79.1 %	4	*Pocillopora clavicornis*	199 4 %
23	*Goniopora tenuidens*	85.1 %	** 36	*Millepora* forma *dichotoma*	208 %
38	*Pavona divaricata*	85.7 %	** 40	*Acropora digitifera*	208 %
** 35	*Porites haddoni*	88.2 %	** 19	*Stylophora pistillata*	227.7 %
10	*Pocillopora verrucosa*	98 %	7	*Millepora* forma *dichotoma*	235.1 %
18	*Porites lutea*	98.7 %	3	*Galaxea fascicularis*	270.5 %
29	*Porites rus*	109.7 %	43	*Acropora hebes*	430.8 %
45	*Acropora palifera*	113.2 %	9	*Acropora prostrata*	434.5 %
20	*Echinopora horrida*	115.9 %	** 27	*Acropora variabilis*	434.5 %
8	*Porites rus*	122.4 %	** 17	*Seriatopora hystrix*	624.1 %
46	*Porites lobata*	131.4 %	6	*Acropora hebes*	643.2 %
* 26	*Cyphastrea chalcidicum*	134.5 %	** 39	*Acropora* sp.	1039.9 %
2	*Montipora calcarea*	144.9 %	37	*Montipora ramosa*	1197.4 %

Pour les espèces de *Pocillopora,* les valeurs trouvées (**72.5-199.4 %**) sont assez divergentes. On s'attendrait à ce que ces espèces assez ramifiées auraient une croissance rapide. Mais le squelette des espèces de ce genre est très massif, ce qui explique peut-être la lenteur de croissance. La *Stylophora* présente une valeur légèrement plus élevée, tandis que la *Seriatopora* est d'une croissance très rapide. Il n'y a toutefois sur cette espèce qu'une seule observation portant sur une période très courte.

En général, les espèces du genre *Acropora* ont augmenté en poids très rapidement. Les seules exceptions sont un échantillon d'*Acropora digitifera* (n° 30) avec 33.4 % et *Acropora palifera* avec 113.2 %. Cette dernière espèce est beaucoup plus massive que les autres du même genre; les colonies se composent de peu de branches, très épaisses, de sorte qu'il était à prévoir qu'ici la croissance serait beaucoup plus lente que celle des formes très ramifiées d'*Acropora*.

Les espèces plus ou moins sphériques du genre *Porites* ont gagné relativement peu en poids (23.4, 88.2, 98.7 et 131.4 %); les valeurs pour les espèces ramifiées (109.7, 122.4 et 158.8 %) ne diffèrent d'ailleurs pas beaucoup de celles-ci. Ces valeurs sont en général plus élevées que celles des Astréidés; c'est peut-être parce que le squelette des *Porites* est beaucoup plus lâche que celui des Astréidés. Les valeurs des *Goniopora* (85.1, 175 et 184.6 %) sont un peu plus élevées que celle des *Porites*.

Une espèce de *Montipora, M. ramosa,* a la valeur la plus élevée de tous les échantillons dont la croissance a été constatée; pour les deux autres espèces, *M. calcarea* et *M. prolifera,* les valeurs trouvées sont considérablement plus petites.

La *Millepora alcicornis* forma *platyphylla,* à grosses colonies en forme de lames, a relativement peu gagné en poids (79.1 %), tandis que la *Millepora alcicornis* forma *dichotoma,* dont les colonies forment des masses très ramifiées de branches minces, a eu une croissance beaucoup plus rapide (208 à 235.1 %).

Quand on compare entre eux les chiffres du tableau 8, on constate que les coraux à squelette massif croissent plus lentement que ceux à squelette lâche, et aussi que les formes très ramifiées augmentent beaucoup plus vite de poids que les formes peu ramifiées, et que celles-ci, à leur tour, croissent plus vite que les formes non ramifiées. Les coraux qui augmentent en un an de plus de 400 % de leur poids sont tous très ramifiés, tandis que ceux qui gagnent moins de 100 % de leur poids par an sont généralement non ramifiés ou très peu ramifiés.

Une autre particularité à déduire des données du tableau est que la croissance des coraux est souvent très irrégulière. Lorsque l'on considère l'augmentation de poids des coraux, qui, au total, ont été pesés quatre fois, pendant chaque période comprise entre deux pesages, on s'aperçoit que les résultats sont très différents.

La croissance de quelques échantillons a été chaque fois plus rapide dans la période suivante que dans la précédente. C'est le cas pour l'*Acropora hebes* (n° 6), la *Stylophora pistillata* (n° 28) et l'*Hydnophora microconos* (n° 14). La croissance de la première espèce surtout est très rapide (238.5, 272 et 432.7 % dans les trois périodes).

Pour quelques autres coraux, les valeurs de pourcentage de croissance dans chacune des trois périodes concordent assez bien. C'est le cas pour l'*Acropora spicifera* (n° 16) et la *Galaxea fascicularis* (n° 13).

On constate une décroissance dans les valeurs d'augmentation de poids pour

les trois périodes successives chez *Favia favus* (n° 1), *Pocillopora clavicornis* (n° 4), *Pocillopora verrucosa* (n° 10), *Millepora alcicornis* forma *dichotoma* (n° 7), *Echinopora lamellosa* (n° 11), *Echinopora horrida* (n° 20) et *Porites rus* (n° 29). Cette baisse dans la rapidité de croissance est très forte dans la *Favia favus* (41.6, 23.5 et 13.2 % dans les trois périodes).

D'autres coraux ont plus augmenté de poids pendant la deuxième période que pendant les deux autres. C'est le cas pour *Porites lutea* (n° 18), *Goniopora tenuidens* (n° 23) et *Platygyra phrygia* (n° 12).

Quelques autres échantillons, au contraire, ont eu pendant la deuxième période une croissance beaucoup plus faible que pendant la première ou la troisième. Ce sont *Galaxea fascicularis* (n° 3), *Acropora prostrata* (n° 9), *Porites rus* (n° 8) et *Montipora calcarea* (n° 2).

Les valeurs exprimant la croissance de *Psammocora contigua* (voir tableau 7) ont été trouvées d'une tout autre manière que celles des coraux qui viennent d'être nommés. Mais ici encore il faut conclure que les coraux ne croissent pas également vite. Si après la première série de pesages on groupe les échantillons d'après le poids, l'augmentation moyenne de poids des 7 échantillons pesant moins de 100 gr. est de 228.9 % par an; celle des 13 échantillons pesant de 100 à 200 gr. est de 135 % par an, et celle des 8 échantillons pesant plus de 200 gr. est de 112.4 % par an. Cela montre que chez *Psammocora contigua* la croissance diminue avec l'âge.

Il serait peut-être plus exact de dire que le pourcentage de croissance diminue en raison inverse du poids initial. Ce fait était d'ailleurs connu. Edmondson (1929) rapporte une augmentation de 238.2 % par an pour des colonies de *Pocillopora cespitosa* Dana, pesant en moyenne 6 gr., tandis que pour une colonie pesant à l'origine 100 gr. 6, la croissance n'atteignait que 44.1 % par an. Une colonie de *Stephanaria stellata* Verrill de 16 gr. 9 avait gagné 69.8 % par an; une autre colonie de la même espèce, pesant 88 gr. 4, n'avait gagné que 27.1 %. Une colonie de *Montipora verrucosa* (Lam.), de 30 gr. 1, avait gagné 111.7 % par an, tandis qu'une autre colonie de la même espèce, mais pesant 102 gr. 8, n'avait gagné que 17.9 %. Ceci s'explique si l'on tient compte du fait que c'est surtout le squelette que l'on pèse. Si le squelette sur lequel les observations commencent est lourd, le pourcentage de croissance sera plus faible que si, au début des observations, le squelette est léger.

Outre l'article d'Edmondson, les publications de Vaughan (1910, 1911, 1915), de Mayer (1924) et de Stephensen (1933) contiennent des données importantes sur la rapidité de croissance des coraux de récifs. Voici, en résumé, quelques résultats des recherches des auteurs cités, pour autant qu'ils se rapportent à l'augmentation de poids et non de dimensions, comme c'est le cas pour le dernier ouvrage cité.

Les publications de Vaughan de 1910 et 1911 ne contiennent pas de données concernant l'augmentation de poids; sa publication de 1915 en contient quelques-

unes. Celles-ci sont reproduites dans le tableau ci-dessous, ainsi que les pourcentages annuels de l'augmentation de poids.

ORBICELLA ANNULARIS (ELL. et SOL.)			*ACROPORA PALMATA* (LAM.)		
Poids initial en grammes.	Poids après deux ans en grammes.	Pourcentage annuel d'augmentation.	Poids initial en grammes.	Poids après deux ans en grammes.	Pourcentage annuel d'augmentation.
67	104	27.6	59	295	200
94	197	54.8	98	480	194.9
217	435	50.2	163	700	164.7
566	729	14.4	250	670	84
942	1525	31.5	275	437	27.6

Alors que les résultats obtenus sur l'*Orbicella annularis* sont assez irréguliers, le pourcentage d'augmentation de poids chez l'*Acropora palmata* se trouve être toujours plus élevé pour les petits échantillons que pour les grands.

Mayor (1924) mentionne les données d'auteurs antérieurs, concernant la rapidité de croissance des coraux, et donne les résultats de nombreuses observations personnelles sur l'augmentation de poids. Si, en se basant sur ces dernières données, on calcule le pourcentage annuel par 100 gr., on constate ici aussi que dans bien des cas les échantillons les plus petits ont la croissance la plus rapide. Voici quelques exemples illustrant cette constatation :

POCILLOPORA DAMICORNIS CESPITOSA DANA (MAYOR, 1924, tableau 2)

Poids lors du premier pesage.	Augmentation de poids après un an.	Augmentation annuelle par 100 grammes.
28.5	264	926
90	153	155
269	502	187
326	91	28

PORITES aff. *P. LUTEA* M. Edw. et H. (Mayor, 1924, tableau 2)

Poids lors du premier pesage.	Augmentation de poids après un an.	Augmentation annuelle par 100 grammes.
106	89	83
168	78	46
226	122	54
326	107	33
334	85	25

Pour d'autres coraux, dont Mayor a observé la rapidité de croissance, ces résultats cadrent beaucoup moins bien. C'est surtout le cas si l'on compare les données d'espèces identiques croissant à des endroits différents. Le tableau ci-dessous, qui se rapporte au *Porites andrewsi* Vaughan, contient, en plus des données de Mayor, les valeurs du pourcentage annuel d'augmentation.

PORITES ANDREWSI Vaughan

Poids lors du premier pesage.	Augmentation de poids après un an.	Augmentation annuelle par 100 grammes.
28	215	768
57	232	407
198	215	109
284	450	158
170	8	5
186	47	25
213	113	53
256	80	31
262	163	62

De ces 9 échantillons, tous originaires du récif Aua, 4 sont restés dans leur lieu d'origine; ils ont considérablement gagné en poids. Les 5 autres ont été portés dans une autre partie du récif après le premier pesage, à la suite de quoi leur rapidité de croissance a été inférieure à celle des échantillons précités.

Les données connues jusqu'à ce jour sur la rapidité de croissance des coraux sont toutes plus ou moins fragmentaires. On a étudié trop peu d'échantillons pour

obtenir des résultats dignes de foi. Et puis il ne faut pas trop se baser sur des moyennes, car une moyenne de croissance basée sur les données de petites colonies est en général plus élevée que celle calculée sur la croissance de grandes colonies.

Avant que l'on puisse, avec quelque chance de précision, se livrer à des approximations sur la rapidité de croissance des récifs, il faudra de nouvelles données sur la rapidité de croissance des coraux.

Ces données doivent alors être obtenues grâce à un matériel très étendu. Les données sur la *Psammocora contigua* contenues dans les pages précédentes montrent déjà que les résultats basés sur un matériel étendu présentent une assez grande homogénéité. Cependant, des observations semblables doivent s'étendre sur une période plus longue que ce n'a été ici le cas.

De plus, il faut que les observations sur la croissance des coraux soient faites sur la même espèce à des endroits différents, vu que la rapidité de croissance diffère d'un endroit à l'autre, par suite des facteurs du milieu.

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

EDMONDSON, C. H., 1929, Growth of Hawaiian Corals. (*Bernice P. Bishop Museum, Bull.* 58.)

MAYOR, A. G., 1924, Growth Rate of Samoan Corals. (*Carnegie Inst., Washington, Publ.* 340.)

STEPHENSON, T. A. and ANNE, 1933, Growth and Asexual Reproduction in Corals. (*Scient. Rep. Great Barrier Reef Exp.*, 1928-1929, vol. 3, No. 7.)

UMBGROVE, J. H. F., 1928, De Koraalriffen in de Baai van Batavia. (*Wetensch. Meded. Dienst Mijnb. Ned.-Indië*, No. 7.)

VAUGHAN, T. W., 1910, The Recent Madreporaria of Southern Florida. (*Carnegie Inst., Washington, Yearb.* No. 9.)

— 1911, The Madreporaria and Marine Bottom Deposits of Southern Florida. (*Carnegie Inst., Washington, Yearb.* No. 10.)

— 1915, On Recent Madreporaria of Florida, the Bahamas, and the West Indies, and on Collections from Murray Island, Australia. (*Carnegie Inst., Washington, Ycarb.* No. 14.)

RECHERCHES ANATOMIQUES ET SYSTEMATIQUES SUR LE GASTEROPODE PULMONE, *GONIDOMUS PAGODA* (FERUSSAC), DE L'ILE MAURICE

PAR

C. M. STEENBERG (Copenhague).

De M. le Dr Th. Mortensen je reçus, en 1930, trois espèces différentes du genre *Gonidomus* : deux espèces plus petites, que je n'ai pas déterminées encore, et une forme grande et bien connue : *Gonidomus pagoda* (Fér.). Les escargots proviennent de l'île Maurice, dont l'intérieur, en partie, a gardé un peu de son caractère primitif, et ils ont été recueillis en 1929, partie par M. Th. Mortensen et partie par M. C. Antelme.

La grande forme est examinée anatomiquement dans le traité suivant; d'un côté, les recherches ont pour but de donner une image détaillée de l'anatomie d'un représentant de la famille des *Streptaxidae* et, d'autre part, de décider si M. L. Germain a raison quand il affirme que le groupe contenant les genres *Gibbus* et *Orthogibbus* (*Gonidomus*), qui se trouvent exclusivement dans les îles Mascareignes, devrait être séparé des autres membres de la famille des *Streptaxidae*, pour former une famille indépendante, la famille des *Orthogibbidae* (ou bien *Gonidomidae*).

Le sous-genre *Gonospira*, sect. *Palangus*, a déjà été examiné en 1930 par M. Odhner (litt. 17), et quand les recherches des deux autres espèces susmentionnées seront terminées, nous aurons un bon aperçu anatomique de tout le groupe rare appartenant à la famille des *Streptaxidae* : le groupe *Gonidomus* (s. lat.).

J'exprime ici mes meilleurs remerciements à M. le Dr Th. Mortensen et à M. G. Antelme, qui ont eu l'amabilité de me procurer ce matériel rare, ainsi qu'à la Direction de la Fondation Carlsberg, qui m'a aidé de plusieurs manières, en me prêtant un appui précieux pour mon travail.

GONIDOMUS PAGODA (FER.)

EXTERIEUR

Il n'est pas possible de distinguer clairement les couleurs des animaux examinés, ce qui est dû à l'influence de l'alcool comme agent fixateur (1). Certains individus ont pourtant conservé un peu de couleur dans différents organes : ainsi la sole pédieuse est, au milieu, légèrement colorée d'une teinte orange, qui s'intensifie vers les côtés. Les tubercules polygonaux de la peau (les *rugae*), placés sur les côtés du corps et sur le dessus de la queue, sont élevés et distincts, d'une couleur jaunâtre. Dans la région nucale les tubercules sont de forme presque carrée et disposés en rangées longitudinales. Ni sillon péripédieux ni glande caudale ne sont développés.

La glande pédieuse est large d'un millimètre; elle parcourt les trois quarts de la longueur du pied.

LES ORGANES DE LA CAVITE PULMONAIRE

(Fig. 1.)

Le collier palléal (fig. 1, *cp*) porte des traces évidentes d'une merveilleuse couleur orange, maintenant effacée. Le pneumostome (*op*) est grand; au-dessus de celui-ci se trouve un petit lobe (*lg*) formé comme un doigt; au-dessous il y a un autre lobe nucal plus court et plus large (*ld*).

En fendant le collier palléal qui circonscrit le pneumostome vers le bas, on aperçoit au fond du pneumostome deux ouvertures : à droite l'assez grande ouverture du rectum, à gauche l'ouverture, plus petite, urétrale. A gauche du pneumostome le collier palléal porte un grand lobe ou bourrelet oblong (*lg'*), qui a poussé jusqu'au collier palléal, de sorte qu'il n'y a qu'un petit bout, tourné vers le pneumostome, qui soit libre. Le reste du collier palléal est simple et non divisé en lobes; le poumon est construit d'après le type ordinaire allongé. Au fond de celui-ci se trouve le rein, brunâtre, de forme triangulaire, allongé et pourvu de quelques plis longitudinaux (*rn*). Il est étendu dans la direction longitudinale de la cavité pulmonaire et n'est pas placé de travers au fond de la cavité, comme c'est le cas chez plusieurs autres membres de la famille. Du reste, la conservation n'était pas assez bonne pour distinguer les détails. L'uretère primaire (*up*) ne naît pas de la pointe antérieure du triangle, mais du côté un peu éloigné du sommet, la pointe du rein se retournant vers le côté du rectum. En regardant superficiellement, on n'aperçoit pas l'endroit transitoire entre le rein et l'uretère, mais après un examen plus minutieux, on trouve dans cette

(1) Les couleurs de la peau et du plafond de la cavité pulmonaire sont facilement dissolubles, de sorte que tous les liquides dans lesquels les animaux sont immergés deviennent opaques et fluorescents et semblent être mélangés avec de l'éosine.

région limitrophe une fente étroite circonscrite par deux lèvres (*of*). L'uretère se dirige jusqu'au fond de la cavité pulmonaire, pour continuer dans un changement brusque de direction, parallèle au rectum (*rt*), en forme d'un large ruban, l'uretère secondaire (*us*).

Le péricarde (*pc*) est grand; un peu au-dessus du milieu on aperçoit le canal rénopéricardique (*rp*). Tandis que le ventricule (*ve*) a les parois épaisses et blanches, l'oreillette (*or*), plus large, les a minces et transparentes. Cette dernière reçoit deux affluents principaux du plafond de la cavité pulmonaire, c'est-à-dire, outre la grande veine pulmonaire ordinaire (*vp*), qui traverse diagonalement la cavité, une veine plus courte (*vp'*) accompagne l'uretère primaire et draine la partie triangulaire au fond du poumon. Un peu avant d'atteindre l'oreillette, les deux veines se réunissent pour former un seul tronc. Le plafond de la cavité pulmonaire est traversé par de courtes et fines rayures d'un carmin brillant; vers le collier palléal les rayures s'assemblent et dessinent une large bordure d'un rouge plus accentué. La région qui accompagne l'uretère et le rectum est ornée également d'un ruban rouge.

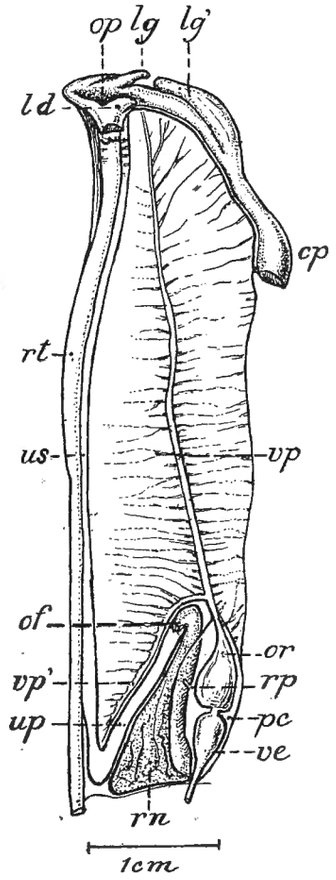


FIG. 1. — Plafond de la cavité pulmonaire avec ses organes chez *Gonidomus pagoda* (FÉR). *cp*, collier palléal; *ld*, lobe nucal droit; *lg* et *lg'*, lobes nucaux gauches; *of*, orifice rénal; *op*, pneumostome; *or*, oreillette; *pc*, péricarde; *rn*, sac rénal; *rp*, canal rénopéricardique; *rt*, rectum; *up*, uretère primaire; *us*, uretère secondaire; *ve*, ventricule; *vp*, veine pulmonaire; *vp'*, veine pulmonaire secondaire.

SYSTEME VASCULAIRE

(Fig. 1, 6.)

Le tronc court de l'aorte commune se dirige en arrière et se partage presque aussitôt en deux rameaux principaux : l'aorte antérieure et l'aorte postérieure. La dernière poursuit son chemin en arrière et semble ainsi être la continuation directe de l'aorte commune. Peu après le dégagement du ventricule, un court rameau se détache et longe la base du rein. L'aorte postérieure a un parcours superficiel entre le foie et l'intestin et continue vers l'estomac, accompagnant plus loin le foie et la glande hermaphrodite.

L'aorte antérieure disparaît, au contraire, au fond sous l'intestin et sous le pédoncule de la poche copulatrice et continue entre les organes génitaux et l'œsophage, juste au-dessous du diaphragme, soudée à celui-ci. Dans son trajet sous la partie postérieure du diaphragme, l'aorte longe l'insertion du rétracteur pénien. Elle abandonne le diaphragme en face de la partie postérieure du pha-

rynx de l'animal contracté, continue alors librement entre le pénis et l'oviducte libre, et poursuit son chemin sous le pénis, apparaissant au fond, mais au-dessus du muscle columellaire, entre celui-ci et le pharynx. L'aorte émet plusieurs ramifications, entre autres à la glande salivaire. Aussitôt après la ramification elle s'accompagne avec le nerf intestinal (fig. 6, 7, 10, *ni*). Le nerf se trouve d'abord au-dessous et à droite de l'aorte (*ao*), pour tourner ensuite à gauche de celle-ci. En atteignant le cordon viscéral, l'aorte reçoit un nerf très fin (fig. 10, *nao*) et passe sous le cordon (le ganglion pariétal droit) en continuant avec le connectif pleuropariétal (fig. 10, *cpp*), soudée au bord gauche inférieur de ce dernier. Arrivée aux ganglions pédieux, elle les surpasse en s'étendant spécialement du côté droit, de sorte que cette partie prend l'aspect d'un sinus (fig. 7). Ici elle émet d'abord une branche plus petite, qui verticalement vers le bas atteint le rétracteur des ganglions pédieux, puis une autre branche vigoureuse, qui va vers le pharynx (l'artère pharyngienne, fig. 7, *ap*); celui-ci se porte en arrière, formant un angle aigu avec le tronc principal, envoie ensuite une branche, qui se partage en forme de fourchette, avec une portion de chaque côté de la partie antérieure du pharynx, et continue après, non divisé, jusqu'au bout du pharynx, où il disparaît dans la profondeur entre les deux nerfs du rétracteur pharyngien et juste sur la limite entre celui-ci et le pharynx (fig. 4, 5, *ap*). La partie de l'aorte antérieure qui passe au-dessus des ganglions pédieux semble être la continuation directe de l'artère du pharynx. D'ici, une branche, projetée vers la droite, court le long du bord antérieur du connectif cérébro-pédieux droit; plus loin, à gauche, une autre semblable est envoyée vers le connectif gauche correspondant : les artères céphaliques latérales (fig. 8, *acl*). Le tronc principal continue en avant et vers le pied (fig. 7, *apé*); un ramule très fin se dirige dans le sillon antérieur des ganglions pédieux vers le bas.

Les ramifications, courant le long du connectif cérébro-pédieux, émettent d'autres branches qui suivent la plupart des nerfs cérébroïdes jusqu'à la peau et jusqu'aux tentacules (fig. 7, 8, *at*) Chaque artère céphalique latérale se termine dans la pointe du ganglion cérébroïde et se bifurque ici; une des branches suit les nerfs à la base de l'ommatophore, l'autre jusqu'à la pointe de l'ommatophore (fig. 8, parallèlement aux nerfs 2, 3 et 4).

LE TUBE DIGESTIF

(FIG. 2, 3.)

La mâchoire manque. Le pharynx (fig. 34, 4, *ph*) est extraordinairement vigoureux et long et, dans l'animal contracté, fortement courbé (1). Sur le devant de la face inférieure on trouve deux protracteurs (*pr*) puissants, qui suivent une

(1) Je n'entre pas dans les détails de la structure du pharynx même; il existe plusieurs indications à ce sujet, observées chez des représentants de la famille des *Streptaxidae*.

direction divergente et viennent se fixer du côté ventral, derrière la bouche. La partie postérieure est pourvue d'un grand rétracteur pharyngien (*rph*). Venant de devant et du côté ventral, trois cordes atteignent le point d'attache. Les deux cordes latérales, en forme de bandes (fig. 3, 4, *nrp*), contiennent un nerf très fin, le nerf du muscle rétracteur, mentionné en haut; il sort du bord arrière des ganglions cérébroïdes (fig. 7, 8, *nrp*). La corde du milieu est un tube vasculaire (artère pharyngienne, *ap*).

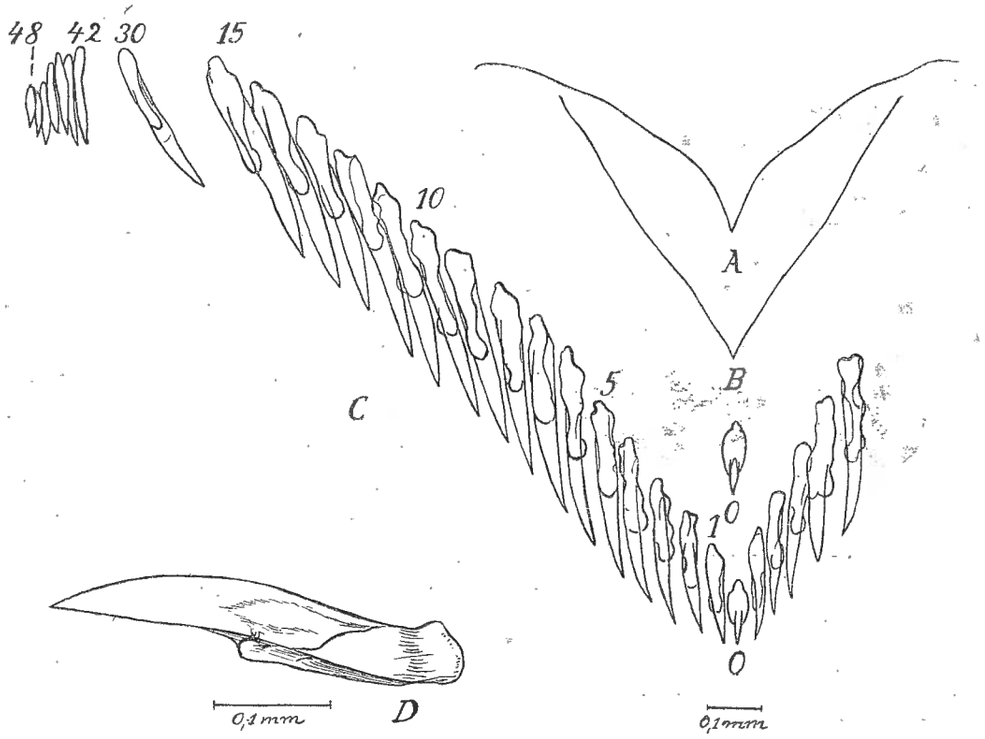


FIG. 2. — *A*, *B* montrent la disposition des dents dans une rangée transversale, *A*, provenant de la partie de la radule en fonction, *B*, de la gaine (la poche) de la radule; *C*, quelques dents d'une rangée transversale; *0*, la dent rachiale, *1-15* dents latérales, *30*, *42-48* dents marginales; *D*, première dent latérale, grossissement plus fort.

Le rétracteur émet du côté supérieur, et au point d'attache de celui-ci, deux muscles, qui ensemble forment un triangle; après avoir couru horizontalement un bout de chemin, ils tournent soudainement dans un angle de 90° et en position sagittale, pour finir, serrés l'un contre l'autre, au fond de la ligne médiane du pharynx.

La radule (fig. 2) est longue et large comme le pharynx même, spécialement devant. La longueur totale est de 20 mm.; dans la partie qui est en fonction, la largeur de la radule est environ de 5 mm.; dans la gaine de la radule, où les dents ne sont pas usées, la largeur n'est que de 3 mm.

Les dents sont disposées en 90 rangées, en forme de chevron, ayant la pointe du triangle dirigée en arrière. Dans la partie postérieure (la gaine de la radule), la disposition est celle d'un éventail (fig. 2*B*); devant, où les dents s'usent, la moitié de chaque rangée forme une arcade égale, tournée en dehors (fig. 2*A*).

Les deux moitiés sont arrangées symétriquement en rapport avec une dent rachiale (fig. 2 *C*, *O*). Celle-ci est bilatérale-symétrique avec un socle ovale, pourvu devant d'une saillie en forme de talon, derrière avec une pointe de dent étroite en forme de lancette. Les dents latérales et marginales (fig. 2, *C*, 1-48) sont à peu près égales.

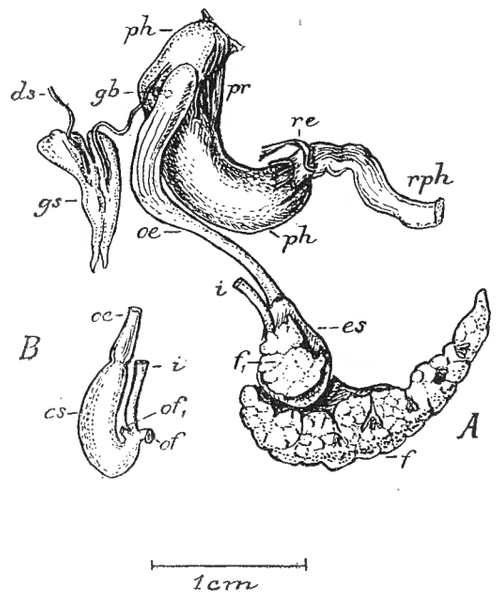


FIG. 3. — *A*, tube digestif; B, l'estomac, vu du côté opposé de la figure principale; *ds*, conduit excréteur de la glande salivaire; *es*, estomac; *f*, foie supérieur; f_1, foie inférieur; *gb*, ganglion buccal; *gs*, glandes salivaires; *i*, intestin; *œ*, œsophage; *of*, orifice du foie supérieur; of_1, orifice du foie inférieur; *ph*, pharynx; *pr*, protracteurs du pharynx; *re*, rétracteur externe; *rph*, rétracteur pharyngien.

De chaque côté il y a environ 50 dents (sur la figure de l'animal reproduit 48 dents); elles augmentent en grandeur à partir de la dent rachiale et vers l'extérieur (jusqu'à la 15e-20e dent), et diminuent ensuite au fur et à mesure; les dents marginales extérieures sont toutes petites et rudimentaires.

La plaque basilaire de la dent est allongée et d'une forme quelque peu irrégulière; de là, une grande lame, formée comme un couteau et dirigée en arrière, s'élève sur un socle très bas. La figure 2 *D* montre une dent latérale isolée, bien développée, vue en biais et du côté droit. Chez les dents marginales on ne distingue ni pied, ni socle, ni plaque.

L'œsophage (fig. 3, *oe*) part bien en avant du pharynx; il est large et pourvu à l'intérieur de plis longitudinaux, qu'on aperçoit à travers la paroi transparente. L'estomac (*es*) est un peu plus large que l'œsophage, courbé en forme de J et bien séparé de celui-ci par un étranglement; la face intérieure possède de hauts plis longitudinaux. L'intestin (*i*), allant de l'estomac jusqu'à l'entrée dans la cavité pulmonaire, est très court et très simple dans son parcours. Le rectum (fig. 1, *rt*) est mentionné plus haut.

Les glandes intestinales sont bien développées. Les glandes salivaires, grandes et en fusion entre elles, ont deu conduits excréteurs très longs. Les deux parties du foie sont d'une étendue très différente. La partie apicale (*f*) entourant les glandes génitales débouche du côté gauche, sur la limite entre l'estomac et l'intestin (fig. 3 *B*, *of*); le foie inférieur (f_1) est placé sur la face extérieure de

l'estomac et le couvre presque entièrement. Il débouche dans la concavité entre l'estomac et l'intestin (*B*, of_1). Cette partie du foie est petite et très compacte, ce qui me paraît être une particularité; chez la plupart des Pulmonés elle est, comme on sait, pourvue de quelques lobes, délimités par la glande albuminipare et les circonvolutions intestinales.

LE SYSTEME MUSCULAIRE

(FIG. 4, 5, 6.)

Ce qui caractérise le système musculaire chez cette espèce est surtout l'indépendance du rétracteur interne et l'énorme développement du rétracteur pharyngien. Chez la plupart des stylommatophores pourvus de coquilles, les rétracteurs des tentacules et des côtés du pied (le rétracteur externe) forment une unité de chaque côté et l'on trouve une connexion intime entre le rétracteur pharyngien et le système rétracteur du côté gauche (voir, par exemple, TRAPPMANN, litt. 29). Ici le phénomène est complètement différent, vu que le système rétracteur de toute la tête — à gauche comme à droite — forme une unité et se joint en un seul muscle (fig. 4, 5, *re*), qui semble être une branche plus petite de l'énorme rétracteur pharyngien (*rph*).

Même pas dans la partie périphérique il y a tendance à un démêlement entre les rétracteurs gauche et droit de la tête, car les organes en position symétrique — du côté gauche comme du côté droit — ont un tronc commun rétracteur; ainsi les deux ommatophores (*od* et *og*) ont un rétracteur commun (fig. 5, *rco*) et les rétracteurs des petits tentacules se réunissent avec d'autres rétracteurs de la tête en un seul tronc (fig. 5, *tc*). Il en résulte que les rétracteurs des tentacules du côté droit ne passent pas — comme c'est souvent le cas — entre les parties distales femelle et mâle des conduits excréteurs génitaux. Par conséquent, tout le système musculaire fait une impression plus asymétrique que d'ordinaire chez les Pulmonés.

Comme dit, les deux parties principales — le muscle rétracteur pharyngien (avec le rétracteur externe) et le muscle rétracteur interne — sont séparées dès le commencement. Le premier prend naissance sur un niveau plus haut que le dernier et se fixe obliquement sur la columelle de la coquille, en quatre tours et quart à partir de l'apex (fig. 4, *rph*). Comme continuation du muscle se trouve une plaque tendineuse en tissu conjonctif, qui se glisse vers le haut, longeant la columelle. Le rétracteur pharyngien (*rph*) va jusqu'à la fin du pharynx, en forme d'une lame musculaire très large et épaisse. A l'extrémité interne du pharynx le muscle reçoit les deux nerfs entourés de deux bandes, grandes et larges (*nrp*), de chaque côté de l'artère du pharynx (fig. 4, *ap*). L'insertion du rétracteur a la forme de fer à cheval, parce que les parties latérales se dirigent pendant un certain parcours suivant le côté du pharynx. Un bien plus faible rétracteur, le rétracteur externe proprement dit (fig. 4, *re*), se détache de la face inférieure du

rétracteur pharyngien comme une délamination, parallèle à la surface. Il apparaît sous la partie postérieure du pharynx et se divise, à peu près sous le milieu de celle-ci, en deux lames superposées. La partie du muscle qui semble former

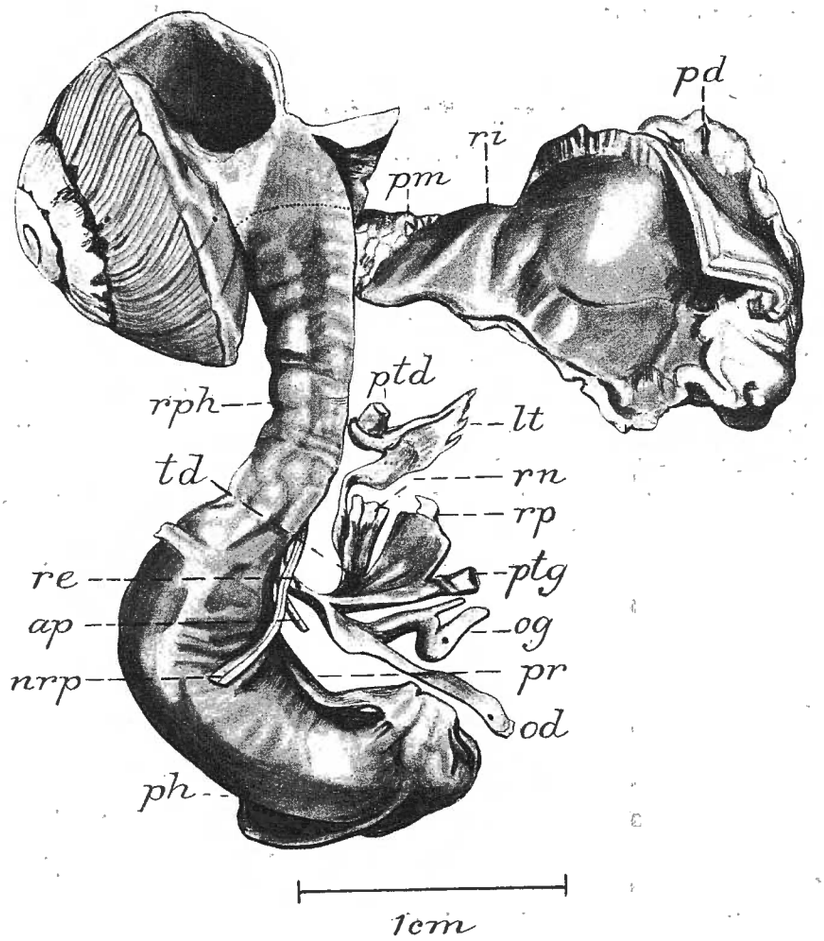


FIG. 4. — Système rétracteur; on voit nettement l'origine des rétracteurs de la columelle.

ap, artère buccale; *lt*, lame triangulaire en tissu conjonctif (voir le texte); *nrp*, nerf rétracteur du pharynx; *od*, ommatophore droit; *og*, ommatophore gauche; *pd*, pied; *ph*, pharynx; *pm*, ligament tendineux originaire du rétracteur interne; *pr*, protracteurs du pharynx; *ptd*, petit tentacule droit; *ptg*, petit tentacule gauche; *re*, rétracteur externe; *ri*, rétracteur interne; *rn*, rétracteur des ganglions pédieux; *rp*, rétracteur de la partie antérieure gauche du pied; *rph*, rétracteur pharyngien; *td*, portion droite du rétracteur externe.

la continuation directe du tronc principal, le rétracteur commun des ommatophores (fig. 5, *rco*), tourne complètement à gauche. L'autre partie (fig. 5, *tc*), située plus profondément, s'étend sous le pharynx et passe, en partie, à droite.

Le rétracteur spécial de l'ommatophore droit (*od*) doit s'étendre jusqu'au côté droit, au-dessus du pharynx. Chez des individus légèrement contractés il est plus long et presque complètement étendu, tandis que celui de gauche (*og*) est plus court et courbé.

Ils sont fournis de nerfs par les ganglions cérébroïdes; deux bandes fines

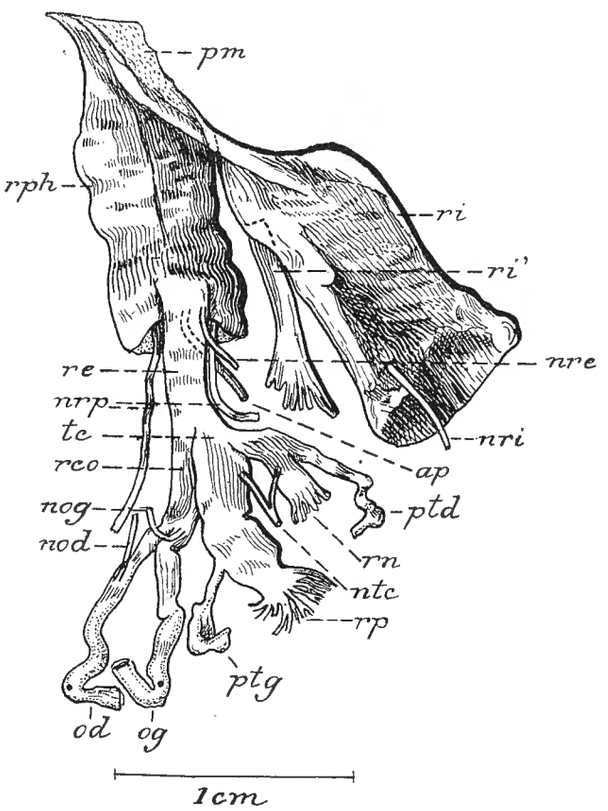


FIG. 5. — Système rétracteur préparé séparément et déployé. Le rétracteur interne est vu du côté antérieur ; le rétracteur pharyngien et le rétracteur externe, du côté postérieur.

Mêmes lettres que pour la figure 4; en outre : *nod*, *nog*, nerfs pour les ommatophores, droit et gauche; *nre*, nerf du rétracteur externe; *nri*, nerf du rétracteur interne; *ntc*, nerf du rétracteur commun céphalique; *rco*, rétracteur commun des ommatophores; *ri'*, portion séparée du rétracteur interne; *tc*, la partie principale du rétracteur externe après le détachement du rétracteur commun des ommatophores.

partent du bord arrière des ganglions cérébroïdes, l'une près de l'autre, une droite et une gauche, chacune vers son rétracteur d'ommatophore. Celle de droite (*nod*) va au rétracteur droit, assez loin de l'endroit de ramification des rétracteurs, tandis que la bandelette gauche (*nog*) se dirige vers l'angle formé par les deux rétracteurs et se fixe exactement sur le point de passage du tronc

commun au rétracteur gauche; chez un individu elle se fixait même un peu plus loin vers le tronc, du côté gauche.

Le reste du système rétracteur principal (fig. 5, *tc*) se trouve à gauche, en partie sous le précédant, et consiste ici en une large bande, qui s'épanouit dans la partie latérale du pied (*rp*), sur la limite entre celle-ci et le côté du corps; une portion plus petite se détache, pour se fixer au petit tentacule gauche (*ptg*).

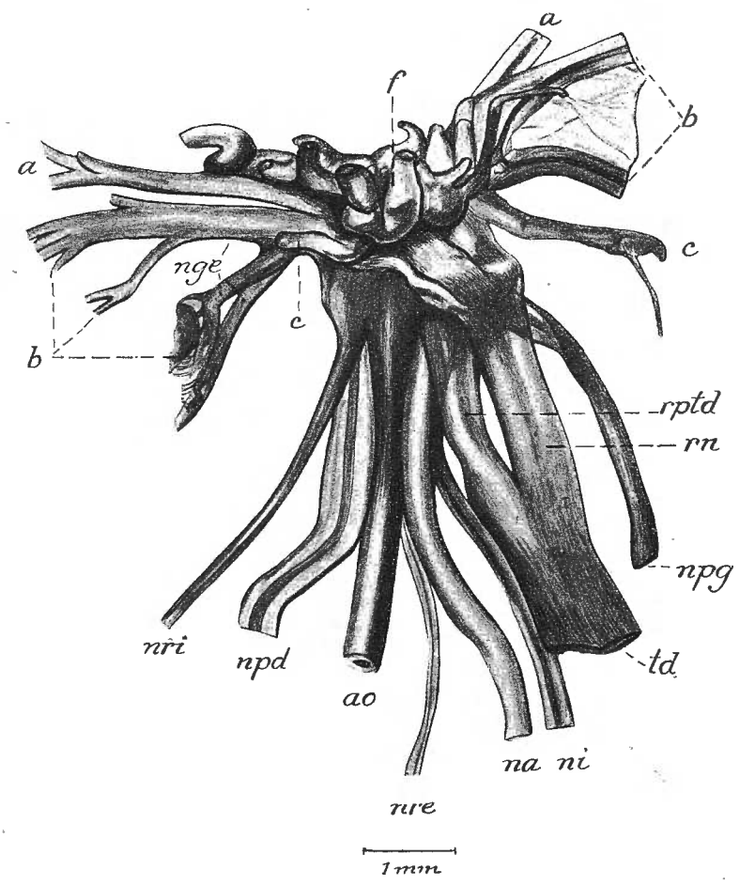


FIG. 6. — Système nerveux, vu de la face inférieure. L'aorte et le nerf intestinal sont écartés et ne se trouvent pas dans leur rapport naturel. *a*, *b*, *c*, nerfs pédieux dorsaux; *ao*, aorte; *f*, nerf pédieux ventral; *na*, nerf anal; *ngé*, nerf génital; *ni*, nerf intestinal; *npd*, *npg*, nerfs pariétaux, droit et gauche; *nre*, nerf du rétracteur externe; *nri*, nerf du rétracteur interne; *rn*, rétracteur pour les ganglions pédieux; *rptd*, rétracteur du petit tentacule droit; *td*, portion droite du rétracteur externe.

La portion droite, plus fine (fig. 4, *td*), a un parcours très singulier, qui semble unique en ce qui concerne les Stylommatophores. Le tronc (*td*) prend naissance du côté gauche, se plie sous le cordon viscéral (fig. 6) et se divise ici en deux portions; la portion gauche, plus large, reste couchée sous le système nerveux (fig. 4, 5, 6, *rn*), et au lieu d'aller vers le côté latéral du pied, comme celui

de l'autre côté, elle se fixe largement dans le tissu conjonctif qui entoure les ganglions pédieux et la portion centrale plus profonde des nerfs pédieux (fig. 6, *f*); au point d'attache le muscle est divisé en trois portions (fig. 6).

Ce rapport singulier entre un rétracteur et les ganglions pédieux constitue une conformation particulière, que je n'ai pas trouvée ailleurs (1). Par le développement vigoureux du pharynx, cet endroit est bien désigné comme point d'attaque, quand la tête et la partie antérieure du corps doivent se contracter.

La portion plus petite (fig. 6, *rptd*), venant du tronc droit (*td*), passe à droite, au-dessus du précédent, s'engage à travers le cordon viscéral et apparaît sous le pharynx et par-dessus le connectif pleuropariétal (fig. 7, *rptd*). Un petit lacet en tissu conjonctif retient le muscle à sa place. La bande musculaire s'enlace alors et se dirige vers le petit tentacule droit (fig. 4, 5 *ptd*). Ici elle forme dans la région médiane une grande lame en tissu conjonctif, de forme triangulaire (avec des fibres musculeux) (fig. 4, *lt*, 7, 8), qui se fixe vers le haut aux enveloppements conjonctifs, du côté latéral des ganglions cérébroïdes. Logées dans cette lame se trouvent des artères du petit tentacule (fig. 7, *at*) et de fines branches de nerfs (*nt*).

Tout ce dernier système rétracteur (fig. 5, *tc*) est fourni de nerfs par une bande (fig. 5, 10, *ntc*) qui, singulièrement, part dans un angle droit du connectif pleuropariétal gauche. Cette bande, qui contient le nerf, se partage en trois; un rameau va jusqu'à la base du rétracteur des ganglions pédieux, et l'autre à la base du rétracteur commun gauche du petit tentacule et du pied. La troisième bande, qui monte à l'angle formé des deux sections du rétracteur, ne contient peut-être pas de nerfs.

Un peu plus bas sur l'axe columellaire, le rétracteur interne (fig. 4, 5, *ri*), prend naissance sous le rétracteur pharyngien, avec une assez longue portion tendineuse et lamelleuse (fig. 4, 5, *pm*).

Le muscle est très développé; il passe le long de la paroi postérieure du corps, puis vers le bas, jusqu'à l'extrémité du pied et jusqu'au bout de la queue; sur les côtés il touche le diaphragme. Souvent on trouve une division en deux portions (fig. 5, *ri*, *ri'*). En arrière, à droite, une bande musculaire se dirige vers le collier palléal. Le rétracteur interne aussi a son nerf spécial (fig. 5, *nri*), venant de l'extrémité antérieure du ganglion pariétal droit et allant à droite de la ligne médiane, vers la face antérieure.

Le rétracteur pénien sera décrit plus exactement sous les organes génitaux. Il n'y a pas de rapport étroit entre celui-ci et le système columellaire chez *Gonidomus pagoda* (FÉR.).

---

(1) WIEGMANN (litt. 15) semble pourtant avoir vu chez *Streptostele* (*Elma*) *Nevilli* var. *dubia* WIEGMANN un arrangement analogue à celui décrit plus haut. Il écrit (p. 53) : « dass der rechtsseitige (Retractor der kleinen Tentakel) ... durch den von den unteren Schlundganglien gebildeten kleineren Ring anscheinend hindurchläuft und sich, wie der der anderen Seite, an diesem befestigt. »

WIEGMANN (litt. 15, p. 60) a pourtant indiqué que ce rétracteur prend naissance au muscle columellaire chez tous les membres — examinés par lui — de la famille des *Streptaxidae* : *Ennea* (*Edentulina*) *Dussumieri* (FÉR.); *Streptaxis* (*Eustreptaxis*) *Souleyetianus* (PETIT); *Streptostele* (*Elma*) *Nevilli* (H. AD.) et sa variété *dubia* WIEGMANN. ODHNER (litt. 17, p. 22 et p. 25) est aussi de l'avis que le rétracteur pénien s'unit avec le muscle columellaire chez *Streptostele buchholzi* v. MARTENS et chez *Gonospira palanga* (FÉR.) et que c'est aussi le cas chez *Gibbulinella dealbata* (WEBB et BERTHELOT) (litt. 18, p. 71 et fig. 29). Il y a peut-être quelque raison qui permet de douter de l'exactitude de ces indications, en tout cas chez *Gonospira palanga* (*Gonidomus palangus* [FÉR.]).

J'ai examiné une autre espèce du genre *Gonidomus*, appartenant au groupe *Bacillus*. Cette espèce, qui n'est pas encore déterminée avec certitude, possède également un point d'attache du rétracteur pénien au diaphragme, tout comme chez *Gonidomus pagoda*; mais celui-ci se trouve, chez les deux espèces, si près du muscle columellaire, qu'une erreur est bien possible, surtout que le diaphragme est en étroite connexion avec le bord du muscle columellaire.

Ce qui aussi affermit mes doutes concernants les indications de WIEGMANN et d'ODHDER au sujet de l'attache du rétracteur, c'est le fait que, d'après H. BURRINGTON BAKER (litt. 1), le rétracteur pénien s'attache au diaphragme chez *Streptaxis glaber normalis* Jouss. et *Rectartemon jessei* (B. BAKER).

LE SYSTEME NERVEUX

(FIG. 6-10.)

L'examen du système nerveux présentait quelques difficultés, causées en partie par une conservation moins bonne et en partie par la présence d'une épaisse couche de tissu conjonctif qui enveloppe les nerfs et les ganglions. En outre, les connectifs cérébro-pleuraux et cérébro-pédieux sont liés ensemble par une épaisse masse conjonctive, de sorte qu'ils forment avec les ganglions originaires un anneau large comme un ruban, qui se glisse autour du pharynx et empêche de distinguer nettement les éléments (fig. 7, *coe*).

Cependant, je réussis à trouver une méthode qui, d'un coup, me permettait d'entreprendre un examen plus minutieux. Un traitement du collier œsophagien (pharyngien) avec des acides rendait le tissu conjonctif plus transparent, mais pas suffisamment, pourtant. Même la glycérine ne pouvait donner des images nettes. Le procédé nouveau est le suivant :

On dissèque le système nerveux, l'immerge pendant quelque temps dans de l'eau distillée et le met ensuite dans l'hématoxyline (de HANSEN), où on le laisse pendant 24 heures; dans plusieurs cas un séjour de quelques heures seulement dans la couleur suffisait. Après cela, on le rince à fond dans de l'eau distillée, puis dans de l'acide chlorhydrique très délayé, qui enlève la couleur, d'abord du tissu conjonctif et ensuite du tissu nerveux. En suivant, à l'aide du microscope

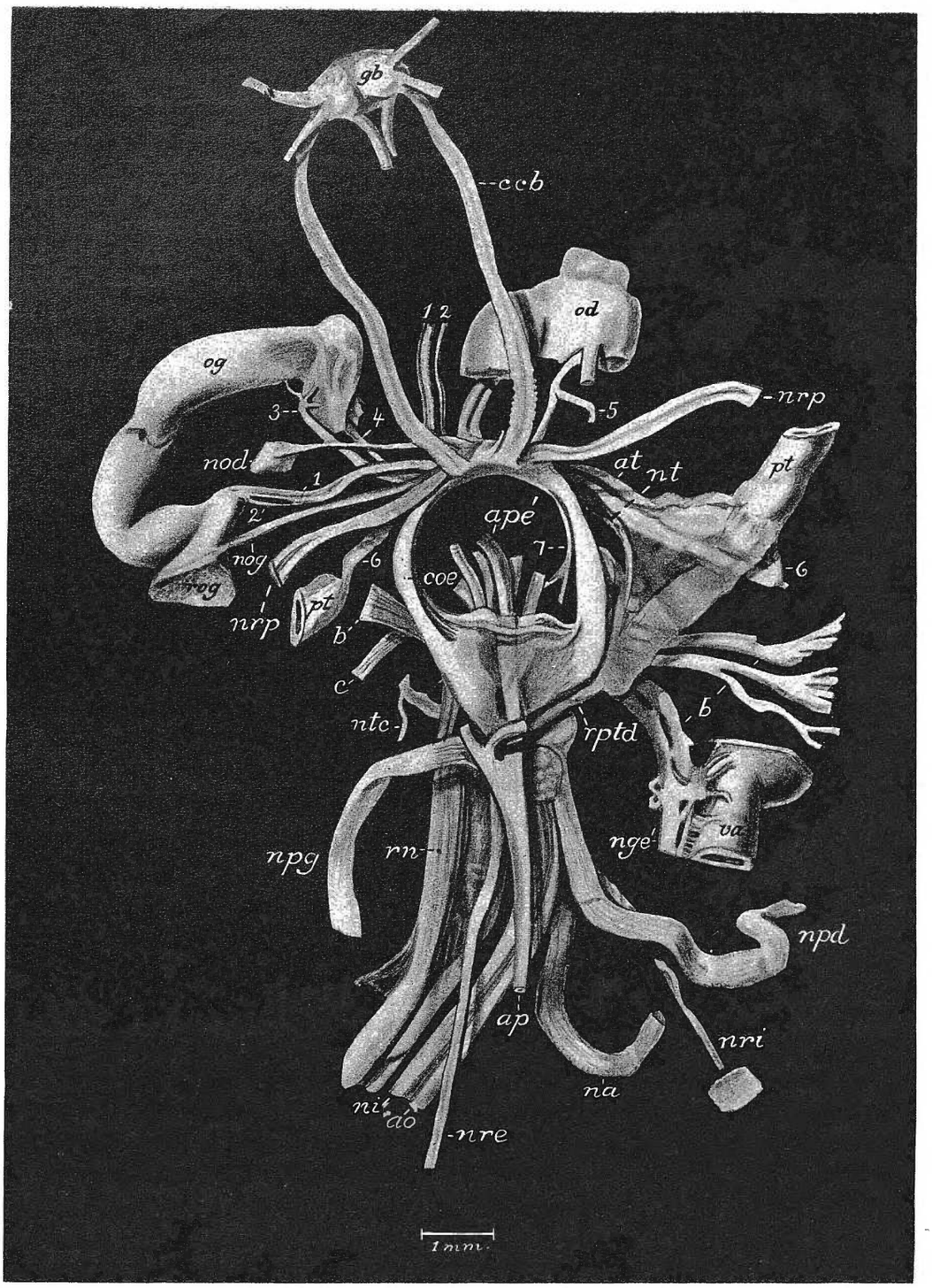


FIG. 7. — Système nerveux préparé séparément. Le collier œsophagien est vu par derrière et d'en haut; les ganglions buccaux et leurs connectifs sont projetés en avant.

ao, aorte; *ap*, artère buccale; *apé*, artère pédieuse; *at*, artère du tentacule inférieur; *b*, *c*, nerfs pédieux dorsaux; *ccb*, connectif cérébro-buccal; *coe*, collier œsophagien; *gb*, ganglion buccal; *na*, nerf anal; *ngé*, nerf génital (pénien); *ni*, nerf intestinal; *nod*, *nog*, nerfs des ommatophores, droit et gauche; *npd*, *npg*, nerfs palléaux, droit et gauche; *nre*, nerf du rétracteur externe; *nri*, nerf du rétracteur interne; *nrp*, nerfs du rétracteur pharyngien; *nt*, nerf de la plaque triangulaire du rétracteur du petit tentacule; *ntc*, nerf du rétracteur commun céphalique; *od*, *og*, ommatophores, droit et gauche; *pt*, petit tentacule; *rn*, rétracteur des ganglions pédieux; *rog*, rétracteur de l'ommatophore gauche; *rptd*, rétracteur du petit tentacule droit; *va*, vagin; *1-8*, nerfs céphaliques; *1*, nerf olfactif; *2*, nerf optique; *3*, nerf péritentaculaire externe; *4*, nerf péritentaculaire interne; *5*, nerf labial interne; *6*, nerf labial médian; *7*, nerf labial externe.

binoculaire, l'application de ce procédé, qui ne prend que quelques minutes, on peut sans difficulté saisir le moment exact, où toute couleur est enlevée du tissu conjonctif, des artères et des muscles, cependant que le tissu nerveux garde sa couleur intense. Pendant l'immersion dans l'acide, la préparation devient rougeâtre; ensuite on la rince à fond dans de l'eau distillée, pour faire sortir tout l'acide. Si le tissu n'obtient pas un violet assez foncé, on peut joindre quelques gouttes de substance alcaline pour neutraliser l'acide. Si l'on met la préparation après le trempage sur une lame dans quelques gouttes de glycérine et couverte d'un lamelle, on aperçoit de nombreux détails qui, avant le traitement, étaient complètement imperceptibles.

Le collier œsophagien (ou plutôt le collier pharyngien; fig. 7, *coe*) est grand, puisqu'il doit enlacer toute la partie antérieure du pharynx, très développé. Le collier s'élargit quelque peu vers le haut, à cause des ganglions cérébroïdes, et fortement vers le côté ventral, à cause des ganglions pédieux et pleuraux. Les ganglions cérébroïdes (fig. 8, *gc*) sont des corps piriformes, reliés par une commissure courte légèrement courbée. Puisque les ganglions étaient moins bien conservés, on ne peut pas parler des détails de leur conformation; pourtant, on distinguait, après la coloration, une partie latérale située vers le devant, qui se colorait plus fortement que le reste sous l'influence de l'hématoxyline. Sans aucun doute il s'agit de la région protocérébrale (*Protocerebrum*, fig. 8, la partie sombre). De son extrémité naît le tube cérébral (fig. 8), très distinct, qui traverse latéralement le tissu conjonctif du nerf péritentaculaire externe (*3*).

Des ganglions cérébroïdes partent les nerfs suivants (fig. 7, 8) :

1° Le nerf olfactif (*1*) est un nerf très vigoureux, qui naît du côté médial du ganglion cérébroïde, près de la partie antérieure. Il continue jusqu'au ganglion olfactif de l'ommatophore, en s'enveloppant dans du tissu conjonctif et s'accompagnant du nerf optique.

2° Nerf optique (*2*); celui-ci est placé du côté latéral du nerf olfactif; un vaisseau suit le même chemin que les deux nerfs, jusqu'au grand tentacule (*og*).

3° Le nerf péritentaculaire externe (*3*) naît du côté latéral des deux nerfs précédents et passe entre ceux-ci et le tube cérébral; il va au côté latéral de la base de l'ommatophore.

4° Le nerf péritentaculaire interne (*4*) part du fond du côté médial du ganglion, se courbe latéralement dans une gaine conjonctive, qui d'abord est en communauté avec les nerfs des ommatophores et contient en outre une artère; il finit au côté interne et sous la base de l'ommatophore.

5° Le nerf labial interne (*5*) prend naissance en avant, sur le bord latéral du ganglion et aboutit à la peau sur la face extérieure de l'ommatophore. Une des trois ramifications du nerf atteint le point d'attache du pharynx à la peau.

6° Le nerf labial médian (*6*) est le plus vigoureux de tous les nerfs cérébroïdes, à part le nerf olfactif; il a son point de départ au milieu de la face laté-

rale du ganglion cérébroïde et se dirige dans une épaisse bande en tissu conjonctif jusqu'au petit tentacule (*pt*), où il se divise en 2-3 rameaux. Au milieu de son parcours, une branche très fine (*6'*) est envoyée à la partie triangulaire, mentionnée plus haut, qui forme un déploiement du rétracteur du petit tentacule. Un autre nerf très fin, qui vient du connectif cérébro-pédieux, semble aussi innerver cette partie (fig. 8, *nt*).

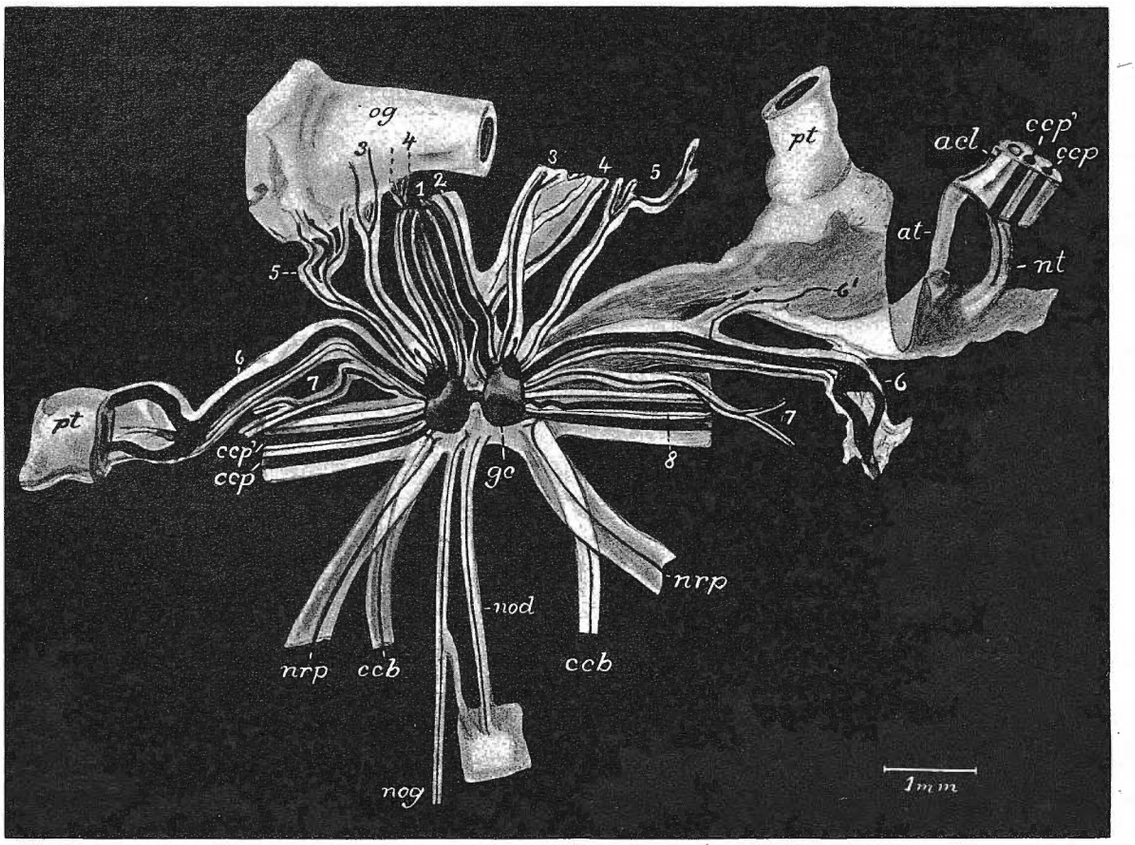


FIG. 8. — Les ganglions cérébroïdes et leurs nerfs, vus d'en haut.
acl, artère céphalique latérale, *ccp*, connectif cérébro-pleural; *ccp'*, connectif cérébro-pédal; *gc*, ganglion cérébroïde; *6'*, branche du nerf labial médian; *8*, nerf acustique (statique). — Les autres lettres comme pour la figure précédente.

7° Le nerf labial externe (*7*) part du côté latéral et de la face inférieure du ganglion, assez loin en arrière; souvent on le trouve du côté intérieur du collier pharyngien (voir fig. 7); il se divise en deux branches et innerve la partie antérieure du pharynx, en s'épanouissant entre la partie antérieure du protracteur et le pharynx même.

Plus loin en arrière se détache d'abord le connectif cérébro-pédieux (*ccp'*) et ensuite le connectif cérébro-pleural (*ccp*). Le connectif cérébro-buccal (*ccb*) prend naissance du côté postérieur, au-dessous, en forme d'une large bande ayant au

milieu un nerf très fin. Exactement au bord postérieur des ganglions cérébroïdes, enveloppées de tissu conjonctif, se détachent quatre bandes, dont deux sont larges et latérales, les autres étroites et médiales. Les premières, les nerfs rétracteurs du pharynx (fig. 4, 5, 7, 8, *nrp*, *n. retractoris pharyngealis*), se dirigent en biais, en arrière et en bas, vers le dessous du point d'attache du rétracteur au pharynx. Ils n'émanent pas des ganglions cérébroïdes mêmes, mais forment une ramification du connectif cérébro-pleural (fig. 8). Les deux bandes étroites (fig. 5, 7, 8, *nod*, *nog*) partent de la ligne médiane postérieure de la lame cérébroïde, serrées l'une contre l'autre, passent sur le côté gauche et continuent — comme mentionné plus haut — jusqu'aux rétracteurs des ommatophores (*N. retractoris tentaculi majoris*). Les nerfs proprement dits sont très faibles et occupent seulement une partie très petite de la largeur des bandes. On aperçoit distinctement le nerf se courbant vers le bord postérieur du ganglion cérébroïde, mais je n'ai pas réussi à le poursuivre jusque dans le ganglion.

Les connectifs allant des ganglions cérébroïdes aux ganglions pédieux et pleuraux (fig. 8, 10, *ccp'* et *ccp*) sont vigoureux et se logent dans une bande de tissu conjonctif très large, dont le bord antérieur est occupé par l'artère céphalique latérale (fig. 8, *acl*).

8° Un nerf grêle (fig. 8, *8*) court entre les deux connectifs, et l'on peut l'observer venant du ganglion cérébroïde et allant à peu près jusqu'au ganglion pédieux. Je suppose qu'il s'agit du nerf acoustique ou bien statique (*N. staticus*), mais je n'ai pu le poursuivre jusque dans l'otocyste.

Les connectifs cérébro-buccaux (fig. 7, *ccb*) sont très longs. Les ganglions buccaux (fig. 3 *A*, 9 *gb*), se constatent à l'endroit ordinaire, pourtant un peu éloignés du lieu de naissance de l'œsophage. Ils sont reliés entre eux par une commissure (fig. 9, *cgb*) et sont logés dans une large plaque de tissu conjonctif ovale. Les connectifs se portent dans la direction antéro-latérale et entrent dans le dessous des ganglions cérébroïdes (fig. 7 et 8). Un peu plus loin, en avant, et également du côté ventral, un grand tronc (nb_1) entre dans la musculature du pharynx.

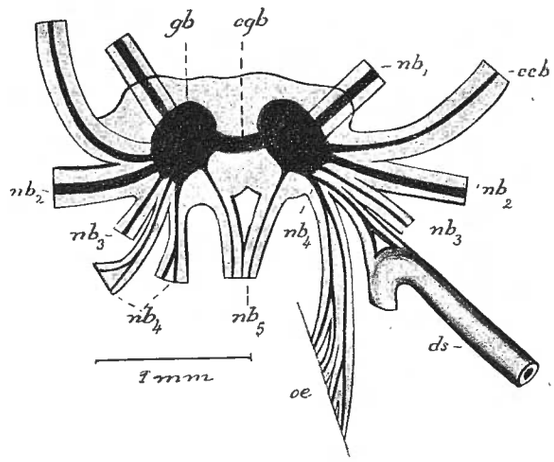


FIG. 9. — Ganglions buccaux et leurs nerfs.
ccb, connectif cérébro-buccal; *cgb*, commissure des ganglions buccaux; *ds*, conduit excréteur de la glande salivaire; *gb*, ganglion buccal; nb_1-nb_5, nerfs buccaux; *oe*, partie latérale de l'œsophage avec ses nerfs.

Trois nerfs partent de l'extrémité postérieure, qui est tournée un peu en dehors; venant du côté

latéral, deux de ces nerfs s'enfoncent dans le pharynx (nb_2, nb_3); le tronc antérieur du troisième nerf (nb_4) se bifurque;la branche médiale va à l'œsophage (*oe*), la branche latérale au conduit excréteur de la glande salivaire (*ds*). Un nerf très fin (nb_5), se dirigeant en arrière, passe de chaque côté de la ligne médiane du ganglion et derrière la commissure et va en direction convergente vers le fond.

Les ganglions pédieux (fig. 10, *gp*) sont les plus grands de tous les ganglions; ils sont de forme ovale et reliés entre eux par une commissure large et courte; les connectifs se dégagent du côté postéro-latéral. Les organes statiques, les otocystes (*os*), ne se remarquent pas nettement; ils sont placés sur le bord postérieur.

Les nerfs pédieux (fig. 6, 7, 10) prennent naissance à des hauteurs différentes; trois branches dorsales partent de chaque côté du ganglion : l'antérieure (*a*) court à la peau, par-dessus et à l'extérieur des deux tentacules; celle du milieu, très vigoureuse (*b*), se bifurque et forme d'autres nombreuses ramifications du côté du corps. Une partie postérieure de ce nerf émet, à droite, des branches à la partie distale des voies génitales (fig. 6, *ngé*). Accompagnés d'une artère et enveloppés d'une forte gaine conjonctive, quelques-uns de ces nerfs pénètrent dans la peau des côtés du corps et longent ensuite le vagin et la partie distale de la fronde pénienne, pour ensuite l'innerver.

La troisième branche (*c*), qui se détache latéralement, assez loin en arrière, s'approfondit sur la limite entre le côté du corps et du pied.

L'autre groupe de nerfs pédieux (fig. 10) consiste de chaque côté en un faisceau de nerfs de grosseur inégale : au-dessus, 4 nerfs simples (*d*), ensuite un tronc qui se divise dichotomiquement (*e*), et enfin, du côté ventral, une branche vigoureuse, émettant 6-7 ramifications (*f*), dont celle placée vers la ligne médiane est très grosse. Ils quittent les ganglions pédieux, dirigés en avant et vers le bas, et aboutissent, accompagnés de l'artère pédieuse (*apé*) dans la musculature du pied (fig. 7).

Le cordon viscéral (fig. 10), qui se dégage des ganglions pleuraux (*gpl*), est relativement long, ce qui a sa raison dans la longueur très importante des connectifs pleuro-pariétaux (*cpp*). Du côté postérieur de la fronde, serrés les uns contre les autres, se trouvent les deux ganglions pariétaux (*gpg*, *gpd*) et le ganglion viscéral (*gv*), logés dans du tissu conjonctif et donnant extérieurement l'aspect d'une unité. Le lien entre les ganglions est court; notamment, le ganglion pariétal gauche (*gpg*) — le plus petit des trois ganglions — se trouve serré étroitement contre le ganglion viscéral.

Le ganglion pleural gauche est moins grand que le correspondant; aucun nerf n'y prend naissance. Les connectifs pleuro-pariétaux (*cpp*) ont à peu près une longueur égale; celui de gauche est quelque peu plus court. Les deux sont logés dans une épaisse bande conjonctive, qui, en surplus, est élargie du côté droit par les enveloppements de l'aorte antérieure.

Un nerf d'aspect large, mais en réalité très fin (*N. musculi retractoris com-*

munis cephalici, fig. 5, 10, *ntc*), se détache du connectif gauche, un peu en arrière du ganglion pleural. Comme je l'ai mentionné plus haut, il va aux rétracteurs de la tête (à l'exception des rétracteurs des ommatophores). Il n'y a pas de nerf correspondant du côté droit.

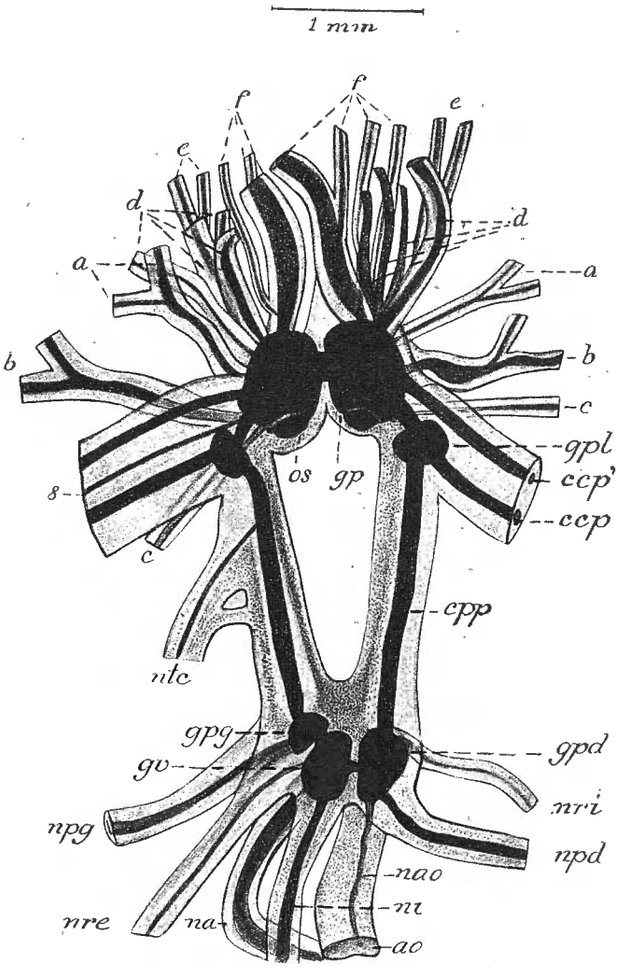


FIG. 10. — La partie du système nerveux située au-dessous du pharynx, vue d'en haut.
a-c, nerfs pédieux dorsaux; *d-f*, nerfs pédieux ventraux; *ao*, aorte antérieure; *ccp*, connectif cérébro-pleural; *ccp'*, connectif cérébro-pédieux; *cpp*, connectif pleuro-pariétal; *gp*, ganglion pédieux; *gpd*, *gpg*, ganglions pariétaux, droit et gauche; *gpl*, ganglion pleural; *gv*, ganglion viscéral; *na*, nerf anal; *nao*, nerf de l'aorte antérieure; *ni*, nerf intestinal; *npd*, *npg*, nerfs pariétaux, droit et gauche; *nre*, nerf du rétracteur externe; *nri*, nerf du rétracteur interne; *ntc*, nerf du rétracteur commun céphalique; *os*, organe statique (otocyste); *s*, son nerf.

Du petit ganglion pariétal gauche (*gpg*) part un nerf vigoureux, le nerf pariétal (palléal) gauche (*N. parietalis sinister npg*); il va directement à la peau du corps, s'enfonce dans la musculature de celle-ci, à 1 mm. de l'endroit où le

diaphragme est soudé à la peau du corps, émettant une petite branche à cette dernière. Le tronc principal pénètre dans la musculature de la peau, jusqu'au côté gauche du collier palléal.

Trois nerfs, un plus fin, les autres plus vigoureux, prennent naissance au ganglion viscéral cunéiforme (*gv*). Le nerf plus fin (*N. musculi retractoris externi*, fig. 5, 10, *nre*), partant du côté latéral du ganglion, se dirige en arrière vers la base du rétracteur externe (*re*). Le nerf vigoureux, le nerf intestinal (*N. intestinalis*, *ni*), se dégage de la partie postérieure arrondie du ganglion et suit l'aorte antérieure, soudée à celle-ci avec du tissu conjonctif (fig. 7). Après avoir quitté celle-ci, il longe le bord du muscle columellaire, retenu avec des fibres à son bord; des ramifications s'épanouissent dans le diaphragme. Il passe entre le rétracteur du pénis et les organes génitaux, longeant l'oviducte et émettant d'autres ramifications fines au « spermoviducte ».

Ces deux derniers nerfs, que je viens de décrire, sont placés à la même hauteur. Plus bas, entre eux, se détache le nerf le plus vigoureux, le nerf anal (*N. analis*, *na*), venant du côté gauche, mais passant bientôt sur le côté droit, sous le nerf intestinal et l'aorte antérieure, correspondant aux rapports décrits chez l'*Helix pomatia*, par MERKER (litt. 16). Il longe le côté extérieur des organes génitaux, entre ceux-ci et le manteau, pénétrant sous le rectum et sous le pneumostome, pour sortir du côté columellaire du collier palléal; une branche très fine continue jusqu'à l'uretère.

Le nerf palléal droit (*N. parietalis dexter*, *npd*) est vigoureux et prend naissance du côté postérieur droit du ganglion pariétal, continuant du côté intérieur des organes génitaux, entre ceux-ci et le pharynx, et pénétrant dans le collier palléal à la limite du diaphragme; sur son chemin il passe à gauche et au-dessus du pneumostome.

De l'extrémité piriforme du ganglion se détache le nerf de l'aorte (*nao*), très grêle, ce qui est aussi le cas chez l'*Helix pomatia* et les *Pupillidae* (litt. 26).

Un nerf musculaire très fin (*N. m. retractoris interni*, *nri*) prend naissance près de l'origine du connectif; il se dirige en arrière vers le muscle rétracteur interne, pour l'innerver.

Ce qui m'a frappé le plus en examinant le système nerveux de cet escargot, c'est l'innervation si riche des rétracteurs; il existe des nerfs du 1° rétracteur du pharynx (1 couple); 2° rétracteur interne; 3° rétracteur externe; 4° rétracteur commun du petit tentacule gauche et de la partie antérieure du pied; 5° rétracteur commun du petit tentacule droit et des ganglions pédieux; 6° rétracteur des ommatophores (1 couple).

Il n'existe que de rares renseignements sur des nerfs analogues chez les autres familles des Pulmonés. Chez l'hélice vigneronne (d'après E. SCHMALZ, litt. 24) se trouve le n° 1 (*N. musculi retractoris pharyngealis*). Le nerf du muscle columellaire (*N. musculi columellaris*) de l'hélice est le représentant de 5 nerfs : n^{os} 3, 4, 5 et 6 (1 couple), chez *Gonidomus pagoda*. Chez l'*Helix pomatia* les deux

nerfs mentionnés partent des ganglions pleuraux, droit et gauche, et ils ont, par conséquent, une origine toute différente de ceux de *Gonidomus*.

Une disposition presque identique se trouve chez *Gonidomus pagoda*, *Vitrina*, *Bulimus* (ECKARDT, litt. 9), *Daudebardia* (PLATE, litt. 23) et *Edentulina* (WIEGMANN, litt. 15), en ce qui concerne les nerfs des deux rétracteurs pharyngiens (n° 1). Ce dernier auteur a figuré ces nerfs, ainsi que le n° 6 (les rétracteurs des ommatophores), sans avoir compris qu'il s'agit de nerfs véritables. Chez les *Aperidae* (A. WATSON, litt. 31) se trouve un nerf analogue, qui pourtant quitte chaque ganglion cérébroïde entre les deux connectifs. Partant de celui-ci, une branche latérale va innerver le rétracteur du petit tentacule de la même manière que j'ai démontré chez le *Gonidomus pagoda* (fig. 8, *nt*). Chez *Natalina queketti ana* (M. et P.) et *Rhytida capillacea* (FÉR.) il existe un nerf semblable, venant du collier œsophagien (A. WATSON, litt. 31, p. 140, note).

Il n'est pas possible pour moi de trouver dans la littérature malacologique des analogies avec les nerfs des rétracteurs venant du cordon viscéral, observés chez *Gonidomus*, mais une recherche plus approfondie chez d'autres Pulmonés est désirable et donnera peut-être un résultat menant à une conformité plus étendue.

LES ORGANES GENITAUX

(FIG. 11-19.)

Les organes génitaux constituent avec le pharynx la partie la plus volumineuse du corps de l'animal.

La glande hermaphrodite (fig. 11, *gh*) se trouve enchâssée dans le foie supérieur et le remplit entièrement, à l'exception de la pointe extrême. Elle se compose d'à peu près vingt petits faisceaux de follicules glandulaires claviformes, qui peuvent être encore sousdivisées. Les follicules se relient par un étroit conduit excréteur, qui se transforme en un canal hermaphrodite très développé et vigoureux; sa partie du milieu forme un conduit d'énorme dimension, replié en 7-8 zigzags (*dh*). Dans la région de la glande albuminipare il redevient étroit et forme une fronde d'aspect ordinaire près de la vésicule séminale (la poche de fécondation). Celle-ci (fig. 11, 12, *vs*) est longue et mince, peu dilatée à la région supérieure (le « talon »). Vers l'extérieur, une dilatation irrégulière forme une chambre qui donne accès au réservoir de la glande albuminipare, au canal séminal et à l'oviducte. Les deux derniers sont indépendants l'un de l'autre (fig. 16, la partie supérieure) et l'on ne peut pas, par conséquent, parler de spermoviducte proprement dit. A cause de la conservation des organes, devenant de plus en plus mauvaise à mesure qu'ils sont éloignés de l'ouverture de la coquille, l'examen de la glande albuminipare et de la première partie des conduits excréteurs génitaux est très difficile. En joignant une figure un peu schématique (fig. 13), j'espère que les rapports dans leurs traits essentiels apparaîtront plus nettement. La partie supérieure de l'oviducte (*ov*) forme une bande étroite, dont

la région terminale — une chambre renflée et arrondie (*ch*) — est séparée du reste par un pli creux. Une fente transversale, la fente des œufs (*foe*), légèrement courbée en croissant, apparaît dans cette chambre, sur la paroi tournée vers la partie inférieure dilatée de la vésicule séminale (*vs*). Le canal séminal (fig. 15, 16, *cs*) est entouré de trois côtés par la prostate, très développée; du quatrième

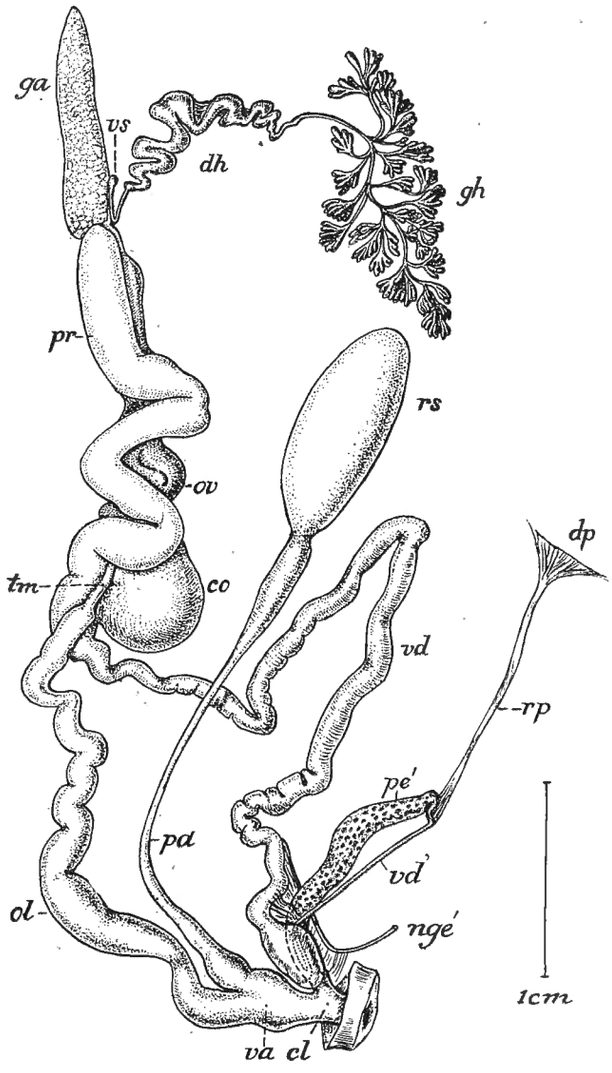


FIG. 11. — Organes génitaux.
cl, cloaque génital; *co*, chambre d'œuf; *dh*, canal hermaphrodite; *dp*, attache du rétracteur pénien au diaphragme; *ga*, glande albuminipare; *gh*, glande hermaphrodite; *ngé*, nerf génital (n. pénien); *ol*, oviducte libre (distal); *ov*, partie proximale de l'oviducte; *pd*, pédoncule de la poche copulatrice; *pé*, pénis; *pr*, prostate; *rp*, rétracteur pénien; *rs*, vésicule de la poche copulatrice; *tm*, tube musculeux reliant les voies génitales, masculine et féminine; *va*, vagin; *vd*, *vd'*, canal déférent; *vs*, vésicule séminale (« talon », poche de fécondation).

côté il n'y a qu'une paroi très fine et délicate, en face de l'oviducte. Regardés de ce côté, le canal séminal et la prostate donnent à première vue l'illusion d'une fente dans la prostate à cet endroit. Cette paroi mince couvre l'extrémité de l'oviducte, un peu au-dessous et à côté de la fente des œufs, et forme une autre fente, lenticulaire ou en forme de boutonnière (fig. 13, *fb*), dans un des côtés de la dilatation inférieure qui termine la vésicule séminale. Une extension en forme de sac oblong (*sa*) s'épanouit vers la base de la glande albuminipare (*ga*), en face de la fente des œufs et tangentiellement en rapport à celle-ci.

La masse séminale liquide semble chercher le fond de la chambre et coule à travers la fente (*fb*), suivant le canal séminal (*cs*), le sperme n'ayant pas la force d'ouvrir la fente de l'oviducte (*foe*).

Les grands œufs, qui sont peut-être fécondés ici, ne peuvent pas traverser le passage, relativement étroit, qui va au canal séminal, mais pressent sur la fente des œufs (*foe*) en l'élargissant, et tombent dans la première partie de l'oviducte (*ch*). L'albumine suit le même chemin, si l'œuf n'en a pas encore été enveloppé pendant sa présence dans la partie dilatée inférieure de la vésicule séminale.

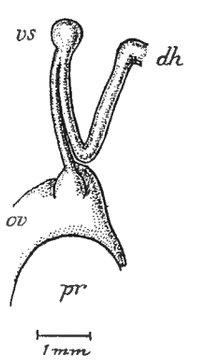


FIG. 12.
La poche de fécondation (vésicule séminale).

dh, canal hermaphrodite; *ov*, oviducte; *pr*, prostate; *vs*, vésicule séminale (« le talon »).

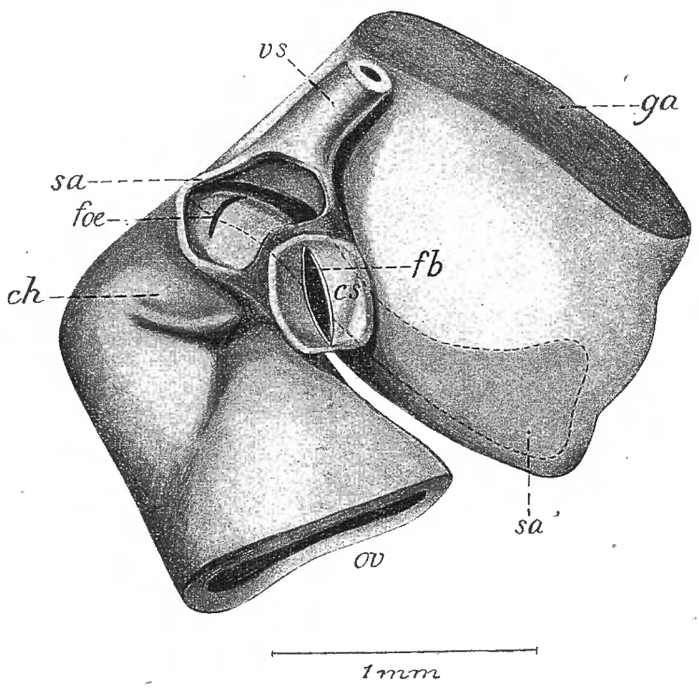


FIG. 13. — Partie supérieure du « spermoviducte », dessin un peu schématique.

ch, première partie de l'oviducte; *cs*, canal séminal; *fb*, fente menant de la base étendue de la vésicule séminale au canal séminal; la fente est fortement dilatée; *foe*, fente des œufs; *ga*, glande albuminipare; *ov*, oviducte; *sa*, sac oblong menant de la partie inférieure dilatée de la vésicule séminale au réservoir basal (*sa'*) de la glande albuminipare; *vs*, vésicule séminale (poche de fécondation).

Autant que je pouvais observer sur des coupes colorées, cette même partie ainsi que la première chambre de l'oviducte sont revêtues d'une seule couche de cellules cylindriques, munies de cils extraordinairement longs et colorées d'orange, tandis que le reste de l'oviducte se colore fortement à l'hématoxyline (à comparer litt. 25, p. 15, fig. 8).

La glande albuminipare (fig. 11, *ga*) est très longue, linguiforme et claire. L'oviducte est une bande étroite, blanchâtre (fig. 11, 15, 14), pliée plusieurs fois dans l'exemplaire contracté, et pourvue d'une dilatation distale formant l'« utérus » ou chambre d'œuf (fig. 11, 16, *co*), dont la paroi est extrêmement mince et qui contient un unique grand œuf lenticulaire.

La partie distale de l'oviducte, « l'oviducte libre » (fig. 11, *ol*), devient cylindrique et augmente irrégulièrement de grosseur dans la région extérieure, vers le cloaque génital; elle est très longue et pliée plusieurs fois. Quelques crêtes longitudinales vigoureuses, qui se divisent en d'autres, formées comme des plumes, apparaissent dans la structure intérieure; les crêtes plus grandes sont réunies, en angle droit, par d'autres plus courtes. La partie de l'oviducte, éloignée un peu du cloaque génital, est fortement dilatée; à cet endroit sort le réceptacle séminal (« la poche copulatrice ») [1] (*pd*, et *rs*), très développé. Sa partie inférieure, dilatée en forme d'alambic, se rétrécit comme un long pédoncule étroit (*pd*). Après avoir formé une dilatation claviforme avec des parois épaisses, le réceptable se termine en une vésicule énorme (*rs*), aux parois extrêmement minces et remplie d'un liquide.

Le calibre du canal séminal (fig. 15, *cs*) est étroit et entouré d'une paroi épaisse en tissu glandulaire, la prostate (fig. 11, 15, *pr*). Dans la coupe transversale (fig. 15), la section mâle des conduits excréteurs est bien plus dominante que la section femelle. La prostate s'étend beaucoup plus loin vers l'extérieur que le fait l'utérus (fig. 16). Un passage insensible mène au canal déférent (*vd*). Peu avant ce passage au canal déférent et au commencement de l'oviducte libre, on trouve une formation unique et très remarquable. Un tube musculeux (fig. 16, *tm*) qui, logé, dans sa première partie, dans la musculature de l'oviducte libre et par conséquent peu remarqué extérieurement, se détache de la région proximale de l'oviducte libre et se dirige de quelques millimètres vers le canal séminal, plus précisément vers la partie à parois minces, où il termine son cours. Ici il se dilate en longueur et même un peu en travers et aboutit dans le canal séminal.

Je ne connais pas de formation semblable chez les autres Pulmonés [2]. La

---

[1] A mon avis, c'est une erreur de nommer cet organe « vésicule séminale », comme le font plusieurs auteurs français; c'est l'organe placé sur le point de passage du canal hermaphrodite au spermoviducte qui devrait être appelé ainsi.

[2] M. ODHNER a figuré le canal chez *Gonospira palanga* (FÉR.), mais sans le mentionner.

poche séreuse (le cul-de-sac de l'oviducte), que j'ai décrite chez les Pupillides, est l'unique organe comparable à cette formation. Ici (litt. 26, pp. 20-21) on aperçoit comment la poche se détache de l'oviducte (fig. 9) en s'allongeant comme un cul-de-sac, proximalement dans le sillon entre la prostate et l'oviducte, et précisément le long du canal séminal. On peut observer nettement le dégagement du cul-de-sac se produire avant le débouchement du canal déférent dans le spermoviducte. J'ai décrit une formation analogue chez les Clausilies, mais là le canal séreux (litt. 25, fig. 6, *sé*) ne se divise pas de l'oviducte (l. c. *mu*); au contraire, il reste uni avec la cavité du spermoviducte; au point de vue fonction, il est pourtant à peu près exclu du spermoviducte.

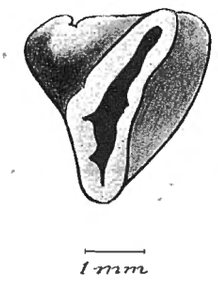


FIG. 14.
Coupe transversale de la partie proximale de de l'oviducte.

Ainsi nous semblons avoir trois types différents :

Le type des Clausilies avec un sillon;
Le type des Pupillides avec une poche (un cul-de-sac);
Le type du Gonidomus avec un conduit.

Il est difficile de préciser lequel de ces types est le primaire et lequel est le secondaire. Le type des Clausilies me semble être le primaire, et je m'imagine l'évolution se poursuivant d'ici dans deux directions : d'un côté, vers le détachement du cul-de-sac, tout en conservant un spermoviducte non divisé, comme chez les Pupillides; de l'autre côté, vers la formation d'une espèce de canal due à la division des conduits, femelle et mâle, du spermoviducte. Cette hypothèse exige naturellement la supposition que les deux parties proximales séparées des conduits excréteurs génitaux constituent le phénomène secondaire, qui pourtant n'est pas absolument garanti. Cette question ne pourra être résolue avec certitude qu'après l'examen du spermoviducte d'un grand nombre de Pulmonés.

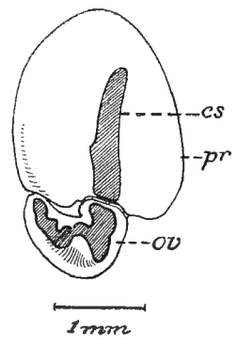


FIG. 15.
Coupe transversale du « spermoviducte » montrant la séparation complète des conduits excréteurs mâle et femelle. *cs*, canal séminal renfermé dans la prostate (*pr*); *ov*, oviducte.

Quant à l'utilité de cette formation, on ne peut faire que des conjectures. Je crois pouvoir l'expliquer, d'après toute probabilité, ainsi: c'est une mesure de précaution, qui assure la fécondation des œufs. Dans le cas où l'animal ne trouve pas un partenaire qui puisse le féconder, les spermatozoïdes de l'animal même, activés par la sécrétion de la prostate, passent dans le conduit excréteur génital femelle, dans lequel les spermatozoïdes suivent leur chemin habituel en direction proximale, peut-être après un séjour dans le réceptacle séminal, ainsi que le font les spermatozoïdes étrangers venant du réceptacle séminal.

Le canal déférent (fig. 11, *vd*) est extraordinairement long, et sa partie principale, d'un diamètre considérable, se plie plusieurs fois, même trois à quatre fois, sur l'animal contracté. En examinant les cinq coupes transversales ci-jointes

(fig. 17), on aperçoit que la forme et l'épaisseur des parois sont différentes dans les divers sections. La dernière section se termine à l'embouchure du pénis dans le cloaque génital; ici le canal change de dimension et s'affine considérablement. Cette partie étroite du canal déférent (fig. 11, *vd'*) longe le pénis, pour aboutir dans le bout interne de celui-ci. Le rétracteur du pénis (fig. 11, *rp*), en forme de bande vigoureuse, s'attache au canal déférent, juste avant le point de passage au pénis. L'autre bout du muscle se déplie en éventail vers le diaphragme; le point d'attache est mentionné plus haut.

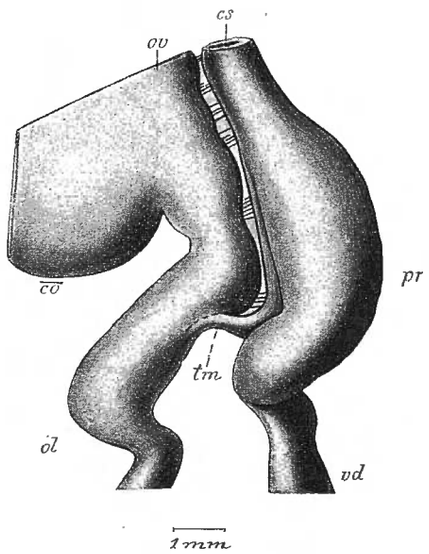


FIG. 16. — Le passage de la partie proximale à la partie distale des conduits excréteurs génitaux. Le dessin montre la liaison entre les deux conduits mâle et femelle, à l'aide du tube musculeux (*tm*).
co, chambre d'œuf; *cs*, canal séminal; *ol*, oviducte libre (distal); *ov*, oviducte proximal; *pr*, prostate; *tm*, tube musculeux; *vd*, canal déférent.

A l'endroit où il aboutit dans le cloaque, le pénis (fig. 11, 18, *pé*) est étroit et cylindrique; le reste est formé comme une bobine de couleur blanchâtre, pourvu de taches bleuâtres, rondes ou rhomboïdales. En ouvrant le conduit, on découvre la raison de ces dessins extérieurs. De nombreuses épines de conchioline assez grandes, disposées en 20-25 rangées obliques, sont placées sur de faibles bourrelets longitudinaux (fig. 19). Les aiguillons sont posés sur une base circulaire ou rhomboïdale, d'où s'élève une formation courbée et conique, un peu comprimée latéralement, qui fait penser à une épine de rose. La figure donne une idée de leur densité et de leur aspect.

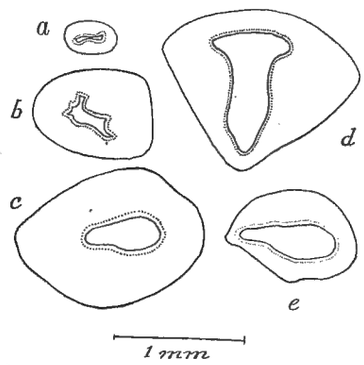


FIG. 17. — *a-e*, cinq coupes transversales du canal déférent: *a*, à travers la partie distale; *e*, à travers la partie proximale.

Une vigoureuse gaine musculeuse (fig. 18, *gm*) enveloppe l'étroite partie distale du pénis ainsi que le point de courbure du canal déférent, là où celui-ci change de dimension. Cette gaine est attachée à la partie épaisse du canal déférent. Des artères, entourées de tissu conjonctif, et des nerfs du ganglion pédieux droit (*np*) vont à cette section du pénis et du canal déférent, ainsi qu'au cloaque génital.

Le cloaque génital (fig. 11, 18, *cl*) est court et garni de plis longitudinaux grossiers, qui continuent dans la partie distale de l'oviducte, mais pas dans le pénis, qui possède dans l'extrême partie distale, intérieurement, une structure froncée en forme de filet.

Les organes génitaux sont libres dans le côté droit de l'animal. L'orifice génital se trouve loin du tentacule droit, c'est-à-dire au côté du corps, près du collier palléal.

L'ommatophore et son rétracteur ne passent pas entre les sections distales des conduits excréteurs, femelle et mâle, comme c'est le cas chez beaucoup d'autres Pulmonés.

L'œuf (fig. 20, 21) qu'on a enlevé de l'utérus (« la chambre d'œuf ») est d'une grandeur surprenante, mais je n'en ai jamais trouvé plus d'un. Ses deux dimensions étaient chez un individu 6,2 mm. × 4,5 mm., chez un autre

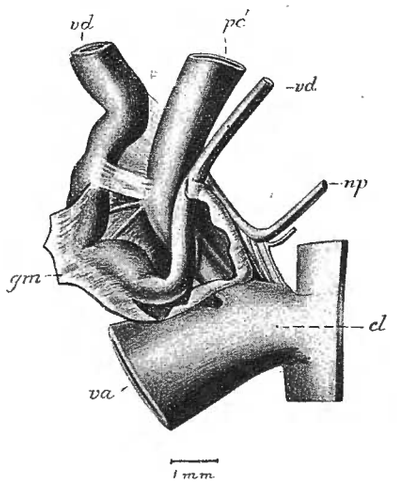


FIG. 18. — Partie distale des organes génitaux montrant le canal déférent et la gaine musculeuse du pénis.
cl, cloaque génital; *gm*, gaine musculeuse découpée par une incision; *np*, nerf pénien; *pé*, pénis; *vd*, *vd'*, canal déférent; *va*, vagin.

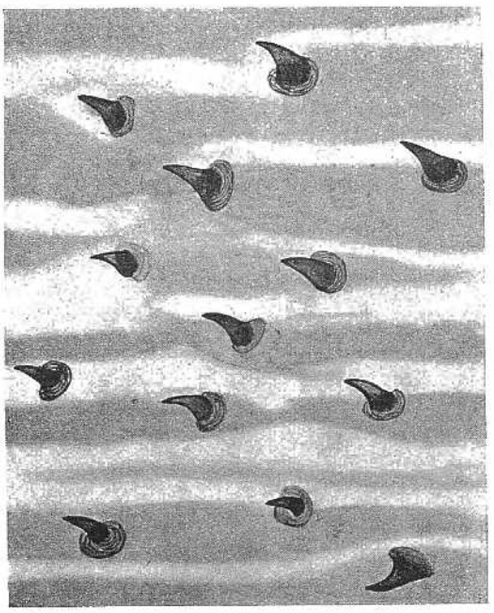


FIG. 19. — Une partie de l'intérieur du pénis montrant sa garniture d'épines.
L'épine placée dans le coin inférieur droit de la figure est renversée et présente sa forme exacte.

5,6 mm. × 3,8 mm., et une coupe transversale pratiquée à travers la coque montre un ovale parfait. La coque est très forte et sa paroi mesure 0,25 mm. d'épaisseur; elle est intérieurement lisse et extérieurement couverte de jolis cristaux en chaux, en forme de rhomboèdres, donnant l'aspect d'être saupoudré de cristaux de sucre. Le jaune et le blanc d'œuf desséchés avaient la même forme que la coque.

Un seul passage dans la littérature malacologique indique l'existence d'un œuf du type analogue, c'est-à-dire chez C. HEDLEY (litt. 13), qui a figuré un œuf lentiforme de *Schizoglossa novoseelandica* (PF) appartenant à la famille des

Paryphantidae; celui-ci possède également une coque épaisse avec une surface à gros grains. L'axe majeur mesurait 4 mm. et l'axe mineur 3 mm. MURDOCH affirme que 6-14 œufs en tout furent déposés dans un amas, sous des feuilles de fougères desséchées. On ne sait rien de la ponte des œufs chez *Gonidomus*.

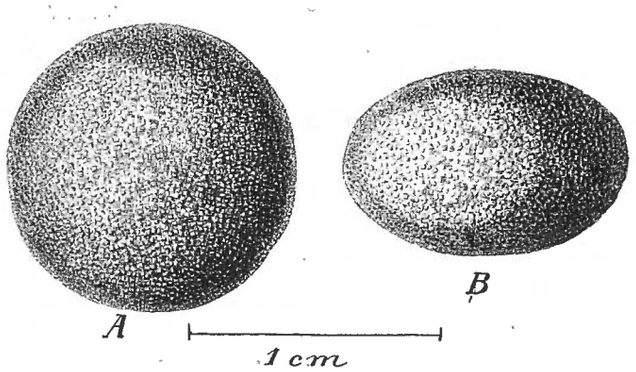


FIG. 20. — L'œuf enlevé de la chambre d'œuf (« utérus »). *A*, vu de la face ; *B*, du bord de l'arête mousse.

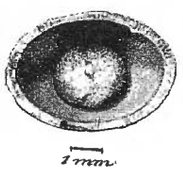


FIG. 21. — La coque est coupée en deux. Une des moitiés est vue du haut en bas. Le jaune et le blanc d'œuf desséchés se trouvent au fond de la coque. Remarquez la paroi en chaux, extraordinairement forte.

CONSIDERATIONS SYSTEMATIQUES

A l'aide de l'anatomie, cet examen a pour but, ainsi qu'il est mentionné dans l'introduction, de prouver l'exactitude de l'affirmation de Louis Germain. Celui-ci prétend que les genres *Gibbus* DENYS DE MONTFORT 1810 (s. str.) et *Orthogibbus* GERMAIN 1919 (litt. 10, p. 264) forment une famille spéciale, qu'il nomme *Orthogibbidae*, d'après le genre principal *Orthogibbus* GERMAIN (synonyme de *Gibbulina* auct., non BECK 1837). Mais PAUL DUPUIS, 1922 (litt. 8, pp. 46-47), a démontré que le sous-genre *Orthogibbus* GERMAIN (1919) est identique avec le sous-genre *Gonospira* SWAINSON 1840 (non *Gonospira* ALBERS 1850) et que « *Orthogibbus* » doit être remplacé par le nom générique de *Gonidomus* SWAINSON 1840. Par conséquent, il faut changer le nom de famille d'*Orthogibbidae* en *Gonidomidae* (ou plutôt en *Gibbidae*, d'après le genre moins récent : le genre *Gibbus*).

Cette idée de GERMAIN trouve son expression dans son ouvrage principal : *La Faune malacologique terrestre et fluviatile des îles Mascareignes*, 1921 (litt. 11, p. 415). GERMAIN est certainement de l'avis que la nouvelle famille constitue une branche de la grande famille des *Enneidae* (=*Streptaxidae* subf. *Enneinae*), qui a sa répartition principale en Afrique équatoriale et en Asie méridionale, mais que ce rameau est parfaitement individualisé et complètement inconnu en dehors des îles Mascareignes, et qu'elle remplace ici presque entièrement les Ennéides et les Streptaxides (s. str.).

Pour résoudre cette question, il est d'abord nécessaire d'examiner la struc-

ture anatomique qui caractérise la famille des *Streptaxidae* (s. lat.), ainsi que les particularités des autres familles appartenant au grand groupe de la superfamille (stirps) *Streptaxea* (THIELE, litt. 28).

APERÇU SUR L'ANATOMIE DES DIVERS GROUPES DE LA SUPERFAMILLE (STIRPS) STREPTAXEA

Les membres de la famille des *Gonidomidae* (*Orthogibbidae*), définis par GERMAIN, ont presque tous les mêmes traits caractéristiques de structure, qui mettent en relief la famille *Streptaxidae* s. lat. Ces traits sont classés d'une manière excellente par WIEGMANN, 1898, dans son travail : *L'Anatomie des Mollusques des îles Seychelles* (litt. 15, p. 606). Son examen de l'anatomie des Streptaxides est la meilleure, puisqu'il a pris en considération pour ainsi dire tous les organes, et elle forme la base de notre connaissance de cette grande famille, ensemble avec les recherches nouvelles, mais plus courtes : d'ODHNER sur l'anatomie de *Edentulina martensi* SMITH, *Streptostele Buchholzi* v. MARTENS et *Gonidomus* (*Gonospira*) *pálangus* (FÉR.) (litt. 17; organes génitaux, cavité pulmonaire, radule) et sur *Gibbulinella dealbata* (WEBB et BERTHELOT) (litt. 18; organes génitaux, système rétracteur, radule); de H. B. BAKER sur *Streptaxis* (*Odontartemon*) *glaber normalis* et *Rectartemon jessei* B. BAKER (organes génitaux, système rétracteur, cavité pulmonaire, radule, etc.) (litt. 1, 2), et de PILSBRY (litt. 21, 22) radule de plusieurs espèces, cavité pulmonaire de *Streptaxis deformis* (FÉR.) et cavité pulmonaire, organes génitaux et pharynx de *Varicostele bequaertiana* PILSBRY).

La description du groupe *Agnatha* par PFEFFER (litt. 20) est peu claire et contient une quantité d'erreurs — comme aussi WIEGMANN l'a démontré; WAGNER (litt. 30) ne donne que quelques figures de *Gonidomus newtoni* (AD.) et *G. mauritiana* (MORL.) (organes génitaux, radule), accompagnées de peu de lignes descriptives, et A. KRAUSE (litt. 14*a*) qu'une courte description et deux figures des organes génitaux et de la radule chez *Gibbulinella dealbata* (WEBB et BERTH.). La plupart des autres auteurs qui ont traité l'anatomie de ce groupe s'expriment avec réserve au sujet de la radule, par exemple, THIELE (litt. 27) et PILSBRY (litt. 21, 22).

Il n'y a relativement que peu d'espèces de cette famille qui ont été examinées jusqu'à présent, et pour cette raison, il est bien difficile de décrire les traits caractéristiques de la structure anatomique de celle-ci. Mais les bons examens s'accordent à montrer que l'on peut accepter les points radicaux anatomiques, caractéristiques pour la famille des Streptaxides. Ces points sont les suivants :

1° Absence de la glande caudale et du sillon péripédieux, mais il existe une longue glande pédieuse.

2° Pigmentation d'un rouge intense, couvrant certaines parties de la surface de l'animal (par exemple le manteau et le sac viscéral).

3° Il existe un lobe nucal droit et gauche; celui de gauche est souvent divisé en deux.

4° Le rein est court et s'étend en avant. Il ne dépasse pas le péricarde de beaucoup. Les conduits excréteurs sont du type sigmuréthrique ordinaire. L'uretère primaire, comme aussi l'uretère secondaire, est complètement fermé. PILSBRY (litt. 21, p. X) et BURRINGTON BAKER (litt. 1, p. 28) ont considéré antérieurement la forme et la position du rein comme un signe caractéristique pour la famille. Il n'est pas possible de garder cette opinion, car le rein n'est pas ovale et placé à travers la base du poumon chez tous les membres de la famille; en tout cas ce n'est pas un trait distinctif valable pour *Edentulina martensi*, *Gonidomus* (*Gonospira*) *palangus* et *Gonidomus pagoda*; peut-être la conformation du rein pourra-t-elle servir pour la division de la famille en sous-familles.

5° Le tube digestif. Le pharynx très développé est commun à tous les genres, ainsi que l'œsophage très long, l'estomac de structure simple, intestin très court et rectum long. La mâchoire manque. La radule est longue et large comme une bande. Les rangés transversales sont disposées en forme de chevron. La dent rachiale est petite ou complètement absente. Les dents en forme de poignard ou d'aiguillon sont dépourvues d'ento- et ectoconus, possèdent une base antérieure étendue et sont disposées en biais vers l'extérieur.

6° Le système rétracteur est complètement asymétrique, les rétracteurs des ommatophores, des petits tentacules et du reste de la tête formant un seul tronc, en grande partie placé du côté gauche, et qui s'unit avec le rétracteur du pharynx. Le rétracteur interne prend naissance tout seul. En faisant plusieurs examens, on peut certainement trouver d'autres particularités dans la structure des rétracteurs, qui sont caractéristiques pour cette famille, par exemple, l'attache unilatérale à la tête et à la base des ganglions pédieux, ainsi que le passage du rétracteur du petit tentacule à travers le cordon viscéral (voir p. 124). Je mets en doute le fait cité par WIEGMANN et ODHNER, concernant l'attache du rétracteur pénien au rétracteur columellaire.

7° Le système nerveux. De courtes commissures entre les ganglions cérébroïdes, entre les ganglions pédieux et entre les ganglions buccaux. Connectifs cérébro-pédieux et cérébro-pleuraux très longs. Le cordon viscéral est long, cependant que les connectifs pleuro-pédieux sont très courts. Les trois ganglions sur la partie postérieure du cordon viscéral sont présents. Il y a tendance à une fusion, spécialement entre le ganglion pariétal gauche et le ganglion viscéral.

Le nerf pénien ne part pas du ganglion cérébroïde droit, mais de l'extrémité extérieure et supérieure du ganglion pédieux droit. Le nerf palléal droit et l'ommatophore droit, avec le rétracteur de celui-ci, ne passent pas entre le pénis et le vagin, mais sont libres sur la face intérieure des organes génitaux. Les différents nerfs des rétracteurs, décrits dans ce travail, sont communs à la famille des *Streptaxidae*, — d'après les indications de WIEGMANN, — mais on les trouve

aussi chez les *Aperidae* (Watson, litt. 31); chez d'autres familles ils ont certainement échappé à l'attention.

8° Les organes génitaux. Le manteau autour de la base du pénis et la fronde du canal déférent contenue dans celui-ci sont les caractéristiques de cette famille. En outre, il y a une garniture d'épines de conchioline sur la face interne du pénis. On n'y trouve aucune papille pénienne. Toute appendice à la partie distale des conduits excréteurs, comme le sac du dard et l'épiphallus, manque complètement. Le genre *Streptostele* et le sous-genre *Varicostele* en font exception et occupent, après tout, une place particulière dans la famille (Pilsbry, litt. 22 et Odhner, litt. 17). L'examen du spermoviducte est malheureusement superficiel dans tous les travaux; mais tout fait penser à la présence d'un canal séreux, ou d'un sac ou conduit séreux correspondant chez toutes les espèces de la famille.

*
* *

La famille se distingue des autres familles appartenant au groupe naturel *Agnathomorpha* (*stirps Streptaxacea* de Thiele, litt. 28), par un uretère complet (primaire et secondaire) fermé dans tout son parcours, tandis que les familles des *Paryphantidae, Aperidae* et *Haplotrematidae* n'ont que l'uretère primaire longeant le rein, cependant que l'uretère secondaire est représenté par une bande ou un sillon (Beutler, litt. 6, pl. 26, fig. 5). Ce dernier est revêtu d'un épithélium plus haut que dans l'autre partie de la cavité pulmonaire. Il n'est pas certain que cette bande ou le sillon possèdent des cils vibratiles. Beutler indique le manque de cils, mais, selon mon expérience, on distingue très difficilement les détails dans les préparations colorées à la manière ordinaire et montées au baume; il est préférable d'examiner les préparations dans de l'huile de paraffine ou bien dans la glycérine; et pour pouvoir en parler d'une manière sûre, il faut, en tout cas, avoir des coupes microscopiques.

Aucune famille n'a une papille pénienne. Les *Streptaxidae* sont les seuls qui possèdent un manteau musculeux basal entourant le pénis. Les *Haplotrematidae* (Burrington Baker, litt. 3) ont une poche apicale (une chambre épiphallienne), tandis que la dernière partie du canal déférent des *Aperidae* (Watson, litt. 31) est un peu dilatée comme un épiphallus rudimentaire. En outre, à cet endroit, *Apera sexangula* Watson a un tout petit flagellum, absent d'ailleurs dans toute la famille. Tous les groupes ont des papilles de conchioline à la paroi intérieure du pénis; elles sont très peu développées ou manquent complètement chez les *Haplotrematidae*. Le pharynx est spécialement long et vigoureux chez toutes les familles, et les dents sont du type aculéate.

Seulement, chez les *Haplotrematidae*, qui s'éloignent à plusieurs points de vue des trois familles, les dents possèdent une pointe médiale (*Entoconus*), couverte pourtant par la pointe principale; en outre, cette famille a une mâchoire

rudimentaire fournie d'une fine proéminence au milieu du bord tranchant. Les autres familles n'ont pas de mâchoire.

A titre d'essai on peut dresser un tableau synoptique et anatomique du groupe (stirps) *Streptaxea.*

A. — Fournis de mâchoire rudimentaire; les dents pourvues d'un entoconus; seulement l'uretère primaire est fermé, l'uretère secondaire est ouvert; absence d'enveloppe musculeuse autour de la base du pénis; système rétracteur helicoïde.

Famille des Haplotrematidae.

B. — La mâchoire et l'entoconus manquent.

I. — Un uretère secondaire fermé et enveloppe musculeuse autour de la base du pénis font défaut.

1° L'animal est pourvu de coquille externe, qui peut le contenir entièrement (à l'exception du genre *Schizoglossa* HEDLEY). Le poumon en avant, l'oreillette devant le ventricule.

Famille des Paryphantidae.

2° Limaçons avec coquille interne et rudimentaire; cavité pulmonaire en arrière (opisthopneumone), le péricarde en position oblique transversale; (des Paryphantides sans coquilles).

Famille des Aperidae.

II. — Uretère secondaire fermé et enveloppe musculeuse autour de la base du pénis présents.

Famille des Streptaxidae.

Après avoir examiné plusieurs genres et espèces, on pourra certainement compléter ce tableau et se baser peut-être sur d'autres caractéristiques plus importantes que celles citées ci-dessus.

Il y a plusieurs raisons qui portent à croire qu'on peut diviser les familles plus grandes, en considérant les rapports anatomiques. D'après H. WATSON (litt. **31**), on peut distinguer deux divisions chez les *Rhytididae*. L'une d'elles a un pénis qui passe entre le rétracteur de l'ommatophore droit et le rétracteur du petit tentacule inférieur : *Paryphanta, Rhytida* (tout comme chez *Aperidae*) et l'autre section, où les organes génitaux se trouvent complètement à l'extérieur (à droite) des deux rétracteurs : *Natalina, Delos* (comme aussi chez les Streptaxides). Ici nous trouvons une analogie prononcée avec les deux divisions principales chez les *Clausiliidae* (HESSE, STEENBERG, litt. **25**).

Chez les *Streptaxidae* il semble y avoir la possibilité d'une division en deux groupes. La première pourvue d'un appendice pénien : *Streptostele* (WIEGMANN, litt. **15**, ODHNER, litt. **17**) et *Varicostele* (PILSBRY, litt. **22**), l'autre manquant d'appendice pénien : *Edentulina* (WIEGMANN, litt. **15**, ODHNER, litt. **17**), *Strep-*

taxis (*Odontartemon*) et *Rectartemon* (H. B. Baker, litt. 2) et *Gibbulinella* s. Webbia (Odhner, litt. 18).

Ces deux groupes semblent couvrir, provisoirement, les deux sous-familles *Ptychotrematinae* (=*Enneinae* p.p., auctt.) et *Streptaxinae* (Pilsbry, litt. 22).

Après nous être orienté par cet aperçu, nous retournons à notre point de départ. Pouvons-nous classer le genre *Gonidomus* dans la famille des *Streptaxidae*, et, en ce cas, dans un des deux groupes mentionnés plus haut?

Les membres du genre *Gonidomus* s'approchent du dernier groupe susmentionné, au point de vue de la structure du pénis; mais en ce qui concerne le « spermoviducte », on trouve d'importantes déviations qui les séparent des autres membres appartenant à la famille, de sorte qu'il fallait établir une famille particulière, comme Germain l'a fait, quoique partant d'autres points de vue; ou bien il fallait la placer comme sous-famille, coordonnée avec les sous-familles *Streptaxinae* et *Ptychotrematinae*. Je suis disposé à croire à la dernière possibilité.

Les traits caractéristiques de l'anatomie de la sous-famille *Gonidominae* ou *Gibbinae*, qu'il faut joindre aux caractères géographiques de Germain et aux caractères de la coquille, sont les suivants :

Les sections mâle et femelle du « spermoviducte » sont complètement séparées; vers la partie distale, un tube musculeux vient pourtant réunir les deux conduits génitaux. L'oviducte possède dans sa partie distale, en face du canal de liaison, une chambre d'œuf, aux parois minces, qui, pendant la période ovifère, contient un seul œuf, grand, de forme ovale et avec une coque épaisse.

D'autres examens plus précis et plus étendus pourront, je l'espère, démontrer si la division de la famille des *Streptaxidae* en trois groupes (sous-familles) pourra être conservée.

Laboratoire d'anatomie comparée et de zoologie générale,
Université de Copenhague.

BIBLIOGRAPHIE

1. Baker, H. Burrington, Agnathomorphous *Aulacopoda*. (*The Nautilus*, vol. 38, n° 3, 1925, p. 86.)
2. — The Mollusca collected by the University of Michigan. Williamson Expedition in Venezuela. (*Occas. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan*, part. III, n° 156, 1925; part. IV, n° 167, 1926.)
3. — The Land Snail Genus *Haplotrema*. (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 82, 1930.)
4. Bang, Th., Zur Morphologie des Nervensystems von *Helix pomatia* L. (*Zoolog. Anz.*, Bd. 48. Leipzig, 1917.)
5. Beck, Karl, Anatomie deutscher *Buliminus*-Arten. (*Jenaische Zeitsch. f. Naturw.*, Bd. 48 [neue Folge, Bd. 41]. Jena, 1912.)

6. BEUTLER, BRUNO, Die Anatomie von *Paryphanta hochstetteri* Pfr. (*Zool. Jahrb. Abt. f. Morph.*, 14. Bd. Jena, 1901.)

7. CONNOLLY, M. (and H. WATSON), The non-marine mollusca of Portuguese East Africa. (*Transact. Royal Soc. South Africa*, vol. XII, 1925.)

8. DUPUIS, PAUL, Notes malacologiques concernant la faune de l'Afrique continentale et insulaire. (*Ann. Soc. Roy. Zool. de Belgique*, t. LIII, 1922.)

9. ECKARDT, ERNST. Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrinen. (*Jenaische Zeischr.*, 51, Bd. [neue Folge, 44. Bd.]. Jena, 1914.)

10. GERMAIN, LOUIS, Contributions à la Faune Malacologique de l'Afrique Équatoriale, LVII. (*Bull. Mus. d'Hist. Nat.*, t. XXV [pp. 264-265]. Paris, 1919.)

11. — Faune Malacologique terrestre et fluviatile des Iles Mascareignes. (*Miss. zool. de M. Paul Carié aux Iles Mascareignès.* Paris, 1921.)

12. GODWIN-AUSTEN, H. H., On the molluscan Genus *Paryphanta* and on the anatomy of *P. Hochstetteri* Pfr. (*Proc. Malacolog. Soc. London*, vol. I, 1893-1895.)

13. HEDLEY, C., *Schizoglossa*; a new genus of carnivorous snails. (*Proc. Linnean Soc. New South Wales*, vol. VII, Ser. 2nd, 1892.)

14. IHERING (v), H., Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. (*Zeitsh. f. wiss. Zool.*, Bd. 41, 1885.)

14*a*. KRAUSE, ARTHUR, Landschnecken von Tenerifa. (*Nachrichtsblatt d. Deutschen Malakozool. Ges.*, 27. Jahrg. Frankfurt a. M., 1895.)

15. MARTENS (v), E. und FR. WIEGMANN, Land- und Süsswasser-Mollusken der Seychellen. (*Mitt. Zool. Samml. Museum f. Naturk. Berlin*, I. Bd., 1898.)

16. MERKER, ERNST, Nervenkreuzungen als Folgen einer ehemaligen Chiastoneurie bei den pulmonaten Gastropoden und die zweifache Art ihrer Rückbildung. (*Zoolog. Anz.*, Bd. XLI, 1913.)

17. ODHNER, NILS HJ., New or little known African Land Shells. (*Proc. Malacolog. Soc. London*, vol. XIX, 1930-1931.)

18. — Beiträge zur Malakozoologie der Kanarischen Inseln. (*Arkiv för Zoologi*, Bd. 23 A, 1931.)

19. PAGE, S., Notes on the Anatomy of *Natalina trimeni* M. & P. (*Proc. Malacolog. Soc. London*, vol. I, 1893-1895.)

20. PFEFFER, GEORG, Beiträge zur Naturgeschichte der Lungenschnecken. 4. Die Agnathen. (*Jahrb. d. Deutschen Malak. Gesellsch.*, 5. Jahrg. Frankfurt a. M., 1878.)

21. PILSBRY, HENRY, A., Classification of the Agnathous Snails. (*Tryon, Manual of Conchology*, 2. Ser., vol. XIX. Philadelphia, 1907-1908.)

22. — A Review of the Land Mollusks of the Belgian Congo. (*Bull. American Museum Nat. Hist.*, vol. XL. New York, 1919.)

23. PLATE, LUDWIG, H., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. (*Zool. Jahrb., Abt. f. Morph.*, 4. Bd., 1891.)

24. SCHMALZ, ERNST, Zur Morphologie des Nervensystems von *Helix pomatia* L. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, CXI. Bd. Marburg, 1914.)

25. STEENBERG, C. M., Anatomie des Clausilies Danoises. I. Les organes génitaux. (*Mindeskrift for Japetus Steenstrup.* Köbenhavn, 1914.)

26. — Études sur l'Anatomie et la Systématique des Maillots (Fam. *Pupillidae* s. lat.). (*Vid. Medd. Dansk naturh. For.*, Bd. 80. Köbenhavn, 1925.)

27. THIELE, JOHANNES, Mollusken der Deutschen Zentralafrika-Expedition. (*Wissensch. Erg. deutsch. Zentralafrika-Expedition*, 1907-1908, Bd. III. Zoologie. Leipzig, 1911.)

28. — Handbuch der systematischen Weichtierkunde. I. Bd. Jena, 1931.

29. TRAPMANN, W., Die Muskulatur von *Helix pomatia* L. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, CXV. Bd. Marburg, 1915.)

30. WAGNER, A. J., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Stylommatophoren aus dem Gebiete der Monarchie und der angrenzenden Balkanländer. (*Denkschr. d. mat.-naturw. Klasse d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch.*, Bd. 91, Wien, 1915.)

31. WATSON, HUGH, Studies on the Carnivorous Slugs of South Africa. A Monograph of the Genus *Apera*. (*Ann. Natal. Mus.*, vol. III, 1915.)

32. WILLE, JOHANNES, Untersuchungen über den anatomischen Bau der Lungenschnecke *Stenogyra decollata* L. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. 53 [neue Folge, Bd. 46]. Jena, 1915.)

33. WOODWARD, M. F., On the Anatomy of *Natalina Caffra* FÉR. With special reference to the structure of the Buccal Mass. (*Proc. Malacolog. Soc. London*, vol. I, 1893-1895.)

ZOOLOGIE ALS LEER VAN DE ORGANISATIE EN DE ORGANISATIETYPEN

DOOR

H. J. JORDAN (Utrecht).

De taak van de zoölogie is in laatste instantie de vraag te belantwoorden : « wat is leven? » Wij staan tegenover een overweldigende hoeveelheid vertegenwoordigers van dierlijk leven, zich onderscheidende door hunnen vorm, hunne levenswijze, hun habitat en vooral door hunne organisatie. Wij moeten ons beperken, wij moeten het stukje van deze levende werkelijkheid opzoeken waarop wij onze aandacht vestigen, d. w. z. wij moeten een « methode » hebben, want methode beteekent de wijze van beperking van de onbeperkte werkelijkheid, die ons veroorlooft een stukje zuivere relatie vast te stellen.

Zoo ontstond de eerste poging de levende veelvuldigheid nader tot ons begrip te brengen, n.l. door ze te rangschikken, door gebruik te maken van het feit dat er veel dieren zijn die op elkander vrij nauwkeurig gelijken, andere die zulks in mindere mate doen, enz., zoodat in de plaats van een onafzienbare hoeveelheid van individuen, veel soorten, minder geslachten, nog minder families, enz. kwamen. Men leerde de veelheid der vormen uit de op de relatie opgebouwde begrippen beheerschen. Dit kon echter slechts een inleiding zijn voor de oplossing van het probleem, wat deze levende wezens eigenlijk zijn; hiertoe werd het materiaal geëtiketteerd en gerangschikt : goed gecatalogiseerde boeken, zoodat men met vrucht kon beginnen hun inhoud, waarvan bij het catalogiseeren slechts in zeer onvoldoende mate gebruik was gemaakt, te leeren kennen. Vermoedelijk heeft het soortprobleem zelf den stoot gegeven tot verdieping van het zoölogische onderzoek.

Want meer en meer verscherpte zich dat soortprobleem en deed in het midden van de vorige eeuw de afstammingsleer, vooral die van Charles Darwin, ontstaan. Tegelijk echter wekte de belangstelling voor het Darwinisme de belangstelling voor de wetenschap van den bouw van de dieren en van hun organen,

dus de morphologie. Want men zag in de kennis van den bouw van het dierlijke lichaam, in de studie van de wording van het individu, dus de embryologie, de beste methode om inzicht te verkrijgen in den weg, dien de evolutie gedurende onafzienbare tijden zou hebben genomen. Zoo werd de afstammingsleer de brug tusschen de systematiek en de morphologie.

Uit de studie der embryologie kwam de verdieping van het inzicht in het wezen van den groei voort. De beschrijving van ruimtelijke verhouding van discrete deelen voldeed niet langer. Deelen konden immers in overeenstemming met het functieplan vervangen worden door andere, indien men groeiende of volwassen organismen mutileerde (regeneratie, restitutie). De gegeven deelen en hunne configuratie kon men dus niet langer opvatten als de constante voorwaarden der verrichtingen. Daarentegen kwam men tot de opvatting, dat de rangschikking van de deelen door hunne eigen verrichtingen veroorzaakt zouden worden, evenals de verrichtingen door de configuratie der deelen, dat dus bouw en functie (anatomie en physiologie), met elkander in wisselwerking, een onscheidbaar geheel vormen. Daardoor verloor de zuivere morphologie haar monopolie en men begon te beseffen dat slechts kennis van alle drie manifestaties van het leven, n.l. veelvuldigheid van soorten, veelvuldigheid in bouw en die in verrichting, inzicht geeft in het wezen der organisatie en dus in het wezen van het leven zelf.

Wij spraken van veelvuldigheid in bouw en in verrichting; de onbeperkte opname van deze veelvuldigheid en haar verwerking in onze wetenschap vormen de tegenstelling tusschen zoölogische en medische anatomie en physiologie. Door de gelijkwaardigheid van alle dierlijke organismen voor de dierkunde en door de vergelijkende methode hebben zich eerst de vergelijkende anatomie en thans de vergelijkende physiologie meer en meer van de overeenkomstige medische wetenschappen geëmancipeerd, al hebben zij dan ook beide aan de geneeskunde zeer veel te danken. Ondanks de principieele eenheid van bouw en verrichting, is voor het wetenschappelijke onderzoek de studie van vorm en van verrichting tweeërlei. Dit wordt veroorzaakt door ons menschelijk waarnemingsvermogen, hetwelk vorm en gebeuren methodisch niet op gelijke wijze kan behandelen : de relatie der deelen in de ruimte kunnen wij zien; de relatie tusschen de deelen door hunne causale eigenschappen, die de verrichtingen in samenwerking veroorzaken, zien wij niet. Zij openbaren zich aan onze waarneming door veranderingen, die zij veroorzaken. Wetenschappelijk bestudeeren wij ze door de causale proef.

Niet alleen door onbeperkte opname van « alle » dieren onder de objecten van de zoöphysiologie onderscheidt zich deze wetenschap van de geneeskundige physiologie.

Uiteraard interesseert de geneeskunde zich voor de oorzaak der afzonderlijke verschijnselen, die zij moet kennen, om de afwijkingen in ziektegevallen te kunnen begrijpen. De zoöphysiologie kan bij het vinden van deze

oorzaken niet stil blijven staan. Het leven is immers niet verklaard, als men van alle levensverschijnselen de oorzaak kent. Er blijft de vraag naar de orde in het optreden van oorzaken, wier werking klaarblijkelijk voor het tot stand komen van het leven noodzakelijk is. Deze structuur van talrijke causale verschijnselen is het eigenlijke biologische probleem, hetwelk door kennis der oorzakelijke werking alleen niet in zijn geheel opgelost kan worden. Alle deelen blijken dragers van relatiedraden te zijn, door welke zij met alle andere deelen tot samenwerking en wisselwerking verbonden zijn : zooals er een structuur van deelen bestaat, zoo bestaat er ook een structuur van dergelijke relatiedraden. Krachtens zijn gepreformeerde eigenschappen voegt zich b.v. de secretine, evenals een schakel van een ketting, tusschen twee naburige schakels, tusschen het zuur, hetwelk uit de maag komt en het pankreas met zijn secreet, bevattende dubbelkoolzure soda.

Alle bestanddeelen van een organisme hebben op die wijze « amboceptorkarakter », d.w.z. zij hebben eigenschappen die specifiek bij de eigenschappen van minstens twee andere factoren passen. Om dit te begrijpen moeten wij de afzonderlijke relaties kennen, die tusschen bestanddeelen van het lichaam bestaan, door hunne causale werkingen met de methode van natuur- en scheikunde te bestudeeren. Dit weten echter levert voor de zoöphysiologie in hoofdzaak bouwsteenen voor de synthese, dat is reconstructie van het geheele organisme uit zijn anatomische en zijn physiologische bestanddeelen. Door dezen geestelijken heropbouw verkrijgt men inzicht in de biologische strukturen; naast de anatomische structuur is er die van de specifiek causale eigenschappen der deelen : de causale structuren of wel de structuur der relatiedraden. Men zou den zoöphysioloog den morpholoog van de relatiedraden kunnen noemen.

Voor elk organisatietype is een bepaalde geaardheid dier structuur kenmerkend en de algemeene wet der organisatie kan men alleen door de vergelijkende studie van dergelijke organisatietypen verkrijgen. De physiologie van velerlei dieren is nog geen vergelijkende physiologie. Eerst het synthetische samenvoegen van talrijke gegevens bij talrijke soorten verheft onze wetenschap boven het peil der verzameling van materiaal. Het algemeen physiologische wezen van een functie blijkt eerst als men deze functie bij « alle » dieren kent (algemeene physiologie). Het wezen der organisatie echter blijkt als men de verschillende vormen van organisatie-geheelen synthetisch opbouwt, ze met elkander vergelijkt en de algemeene principes van hunne verschillen en overeenkomsten vaststelt (vergelijkende physiologie).

Wij zullen, om dit te verduidelijken, in de volgende regels twee organisatietypen met elkander vergelijken. Als objecten zullen wij hiertoe de gastropoden en de vertebraten kiezen, opzettelijk aan elkander zeer tegengestelde typen. Hierbij zullen wij ons tot één enkel orgaanstelsel beperken, n. l. tot het bewegende stelsel, bestaande uit spieren, zenuwen, centra en die deelen, die bij de

normale houding en bij de beweging tot steun dienen. Het *algemeene beginsel* hetwelk de vergelijking ons zal opleveren, is kort samengevat het volgende : *Hoe lager een dier georganiseerd is, des te minder zijn de functies gecentraliseerd.* De veelvuldigheid van de functies wordt hoofdzakelijk teweeggebracht door de veelvuldigheid van de eigenschappen van de periphere organen, terwijl de invloed, dien de hoogere centra daarop oefenen, weinig specifiek is. Bij de hoogste dieren daarentegen zijn de functies van het bewegende stelsel in de hoofdzaak gecentraliseerd. De periphere organen (zenuwen en spieren) vertoonen betrekkelijk weinig veelvuldigheid in hunne prestaties als men ze geïsoleerd onderzoekt; de eigenlijke veelvuldigheid van de bewegingen en de handelingen wordt door de centra teweeggebracht.

De spieren van de vertebraten zijn gesteund door een skelet, waarbij de afstanden tusschen aanhechtingspunt en insertiepunt aan strenge wetmatigheid onderhevig zijn. De geïsoleerde spier heeft een vaste lengte; in het organisme zijn de spieren in rust meestal tonisch verkort; hunne lengte kan door het zenuwstelsel, door betrekkelijk eenvoudige reflexen, geregeld worden. Deze « tonus » zelf is derhalve een toestand van contractie, die voortdurend door het zenuwstelsel wordt onderhouden. T. o. van contractie en handhaven daarvan (tonus) zijn deze spieren dus geheel van de centra afhankelijk. De centra beheerschen niet alleen geheele spieren, maar zij zijn in staat relatief kleine groepen van spiervezels individueel te doen samentrekken of in tonischen toestand te handhaven. Elke groep, die zenuwvezels uit één motorische ganglioncel ontvangt, kan n.l. afzonderlijk geïnnerveerd worden, zonder dat de prikkeling op andere spiervezels overgrijpt. Het aantal van deze vezels is verschillend, maar steeds klein (20-160), zoodat een spier talrijke « eenheden » of « motor units » bevat. Deze individualisatie maakt het vermogen van centra en zenuwen, om sterkere of zwakkere impulsen op te wekken en over te brengen, overbodig. Zenuwen en spieren gehoorzamen aan de « alles- of niets-wet », d.w.z. hunne prestatie is onafhankelijk van de sterkte der centrale opwekking, mits deze voldoende sterk is, om in het geheel effect te sorteeren. Indien dus het centrum sterke of zwakke bewegingen teweeg moet brengen, dan geschiedt dit door de innervatie van meer of minder « motor units ».

Geheel anders is de organisatie van het bewegende stelsel bij een slak. De huidspierzak is een holle spier. De inhoud van het schizocoel is uitermate variabel. Deze inhoud moet door de spieren nauwkeurig worden omgeven, opdat het dier over de noodige turgor kan beschikken. Dit moet dus bij zeer verschillende lengte van de spieren gebeuren. De spieren moeten derhalve gedurende het heele leven, ook bij volmaakte rust, een relatieve verkortingsgraad handhaven, d.w.z. blijvend in een toestand van tonus verkeren. Door voortdurende impulsen kan dat echter niet gebeuren, wegens de hooge eischen, die zulk een tonus aan de stofwisseling zou stellen; een spontane verslapping, door welke deze spieren een « anatomische lengte » zouden aannemen, bestaat niet, dus ook geen impuls, waarvan de opheffing verslapping zou moeten veroorzaken.

Zoodra de inhoud van het schizocoel toeneemt, moeten de spieren meegeven, zonder dat daarbij spanning ontstaat, d.w.z. zij moeten « plastisch », zooals b.v. een boetseermassa of ongevulcaniseerde, geplasticeerde rubber (en niet als gevulcaniseerde rubber), meegeven. Ook als één spiergedeelte samentrekt, ter wille van een bepaalde beweging, moet de rest van den huidspierzak plastisch meegeven : indien zulks onder toename van spanning zou geschieden, zouden de actieve bewegingen weerstand ondervinden, die aan de beweging elke soepelheid zou wegnemen. Naast het vasthouden van elke willekeurige lengte, moet de spier (bij elke willekeurige lengte) ook in staat zijn samen te trekken. Wij hebben nu uiteen te zetten, hoe al deze zeer bijzondere verrichtingen door eigenschappen van de geïsoleerde spier kunnen worden verricht en niet door het centrale zenuwstelsel. Een spier is des te meer geschikt, om snel gewijzigde bevelen van het centrale zenuwstelsel op te volgen, naarmate zij na staking van den zenuw-impuls sneller weer in den toestand van totale verslapping overgaat (vertebraten). Indien daarentegen een spier ook na de staking van den impuls of den prikkel den eenmaal opgewekten verkortingstoestand langer vasthoudt, is deze spier weliswaar weinig geschikt voor snelle bewegingswijziging, zooals deze b.v. voor de vingers van een pianist een eisch is, maar zij is dan wel geschikt voor een meer of minder oeconomische handhaving van tonus. Zulks geldt voor alle zgn. tonische spieren, die ook bij de skeletspieren van de vertebraten voorkomen; het geldt voor de slakkespieren op bijzondere wijze.

Deze spieren hebben n.l. tweeërlei vormen van contractie, die wij zullen onderscheiden als de langzame en de snelle verkorting. De snelle contractie verkrijgen wij door gewone prikkels. Onder normale voorwaarden volgt op een snelle verkorting, na ophouden van den prikkel, een snelle verslapping of decrescente, door welke de lengte bereikt wordt die de spier vòòr de prikkeling had. Gedurende de verkorting heeft de spier elastische eigenschappen, d.w.z. zij kan door belasten met een zwaar gewicht gerekt worden, waarbij echter spanning optreedt, zoodat de spier zich na verwijdering van het gewicht weer bijna tot de lengte, die zij voor de belasting had aangenomen, samentrekt. Onder bepaalde voorwaarden treedt, vooral na langdurige hevige prikkeling, een residu van de snelle verkorting op, door welk een zeer vertraagde verslapping waar te nemen valt. Maar deze verslapping verloopt in ieder geval spontaan.

Geheel anders verloopt de langzame contractie. Door haar neemt de spier bij de verkregen verkorting een nieuwe consistentie aan, die ze uiterst lang kan handhaven, n.l. een consistentie die men, zooals gezegd, met die van ongevulcaniseerde, geplasticeerde rubber kan vergelijken. Die consistentie is dàt, wat wij tonus van deze gladde slakkespieren noemen. Door de consistentie geeft de rustende spier, indien men haar met een gewicht belast, plastisch mee, onder overwinning van den *visqueusen* weerstand van hare plasmacolloiden, een consistentie, die door de langzame contractie werd voortgebracht en waarvan zij het residu is, m.a.w. een viscositeit die zich als residu onafhankelijk van contractieprocessen handhaaft en zoodoende den weerstand die voor de houding van het

dier noodig is, bewerkstelligt, onafhankelijk van voortdurende impulsen en mitsdien ook van stofwisselingsprocessen. Wel hebben bepaalde centra invloed op den *graad* van de viscositeit, door haren weerstand te verhoogen of te verlagen.

Men kan de rustende slakkespier urenlang rekken; de kromme, die men zoodoende verkrijgt, als tijd-lengteaanwaskromme, is door haar steilheid een maat voor de viscositeit en derhalve voor de tonus. De lengteaanwas, die men kan verkrijgen, is enorm, bij slakken bv. ongeveer 100 %, bij andere dieren veel meer. Indien men na deze rekking het gewicht wegneemt, blijkt, dat er slechts weinig spanning is ontstaan, de rekking is in beginsel irreversibel. Dit geldt in alle opzichten ook voor geplasticeerde rubber, als voorbeeld voor een plastisch colloïd. In den toestand, dien wij als residu van de langzame contractie beschouwen, meenen wij, dat de spier inderdaad een plastisch colloïd is, terwijl bij de snelle contractie het verband tusschen de colloidale deeltjes hecht wordt, zoodat bij niet overdreven belasting de elasticiteitsgrens niet wordt overschreden. Omdat zulks in den plastischen toestand binnen biologische voorwaarden wèl het geval is, gedraagt de spier zich meegevende als een hoog-visqueuse vloeistof. Aan de viscositeit is derhalve de weerstand tegen verslapping toe te schrijven, een weerstand, die het kenmerk van de tonus is. Warmte vermindert en koude verhoogt dien weerstand, die zich dus ook in dat opzicht als viscositeit gedraagt.

De langzame contractie kan men bij het normale dier zonder bijzondere hulpmiddelen niet waarnemen. Wij moeten den bestaanden plastisch-visqueusen toestand eerst opheffen. Dit kan bij Aplysia door langere inwerking van koude geschieden, die wel is waar den visqueusen weerstand verhoogt, echter een ander proces opheft, dat voor instandhouding van de tonus op zeer langen duur toch niet kan worden gemist (de « dynamische factor »). Na één nacht verblijf in de ijskast bij plus minus 6°C is alle tonus bij Aplysia limacina of A. depilans verdwenen; het dier is dan totaal slap. Op het toestel belast, bieden de spieren dan geen weerstand meer en laten zich in korten tijd geweldig rekken. Dan heeft verwarming onmiddellijk het optreden van de langzame contractie ten gevolge. Deze contractie duurt lang (b.v. in één geval 9 minuten); langzaam schommelend wordt de top bereikt. Nooit is in dien tijd de spier een elastisch lichaam, al treedt duidelijk spanning op (isometrische opname). Afkoeling onderbreekt de contractie, warmte bevordert haar. Hypothetisch vergelijken wij deze contractie met het intrekken van een pseudopodium van een amoebe : in beide gevallen is onderlinge verschuiving van de colloidale deeltjes van het protoplasma de oorzaak der beweging. De snelle contractie verklaren wij daarentegen door vormverandering van de colloidale deeltjes, die in dezen toestand vast met elkander verbonden zijn. Het duurt lang (tijd niet nauwkeurig bepaald) voordat de tonus na zijn ontstaan, door viscositeit gestabiliseerd is en dat koude den weerstand weer verhoogt, terwijl warmte hem vermindert. Men kan deze verschijnselen ook in een proef van korteren duur aantoonen. Een voet van Aplysia komt op het tonustoestel bij lage temperatuur van b.v. 6°C. Er laat zich

een tijdgrens vaststellen. Blijft de afkoeling beneden deze grens, dan is door de koude de rekkingskromme zeer weinig steil en wordt steiler indien wij de temperatuur doen toenemen. Als wij nu met de « voorkoeling » de tijdgrens overschrijden, dan verkrijgen wij een omkeering van den temperatuursinvloed : de weerstand is door de lage temperatuur vernietigd, de kromme is zeer steil en als wij nu verwarmen, treedt de tonische contractie op, die door warmte gehandhaafd wordt, terwijl vernieuwde afkoeling onmiddellijk den weerstand (en, indien nog aan den gang, de verkorting) opheft. De « tijdgrens » ligt bij ongeveer 35 minuten. De viscositeit, als rem, die de directe verslapping na langzame verkorting belet, is dus niet van geheel blijvenden aard. Haar voortdurende vermindering wordt door geringe, onzichtbare, langzame contractie voortdurend aangevuld. Deze contractie is de reeds genoemde « dynamische factor », die door afkoeling onderdrukt wordt. De viscositeit handhaaft zich dus bij Aplysia, waar ze zeer labiel is, zonder aanvulling ongeveer een half uur lang. De tonus is volgens deze gegevens een stationnaire toestand tusschen een statisch (viscositeit) en een dynamisch (langzame contractie) verschijnsel. Bij Helix is het tot nu toe niet gelukt door afkoelen de tonus op te heffen. Koschtojanz en Mujeew hebben een slakkevoet onder abnormale omstandigheden gehouden, maar eerst na 3-4 dagen was de tonus verdwenen, zonder dat de snelle contractiliteit daardoor vernietigd was. Postma is erin geslaagd de langzame contractie bij Helix te voorschijn te roepen, door den slakkevoet te rekken, hierdoor het tonusniveau te verlagen en de spier daarna in totaal onbelasten toestand te prikkelen. Zooals gezegd treedt, indien men deze spier in belasten toestand prikkelt, slechts de snelle contractie op. Zij herstelt dan het tonusniveau niet. Anders, indien men de spier laat samentrekken zonder haar eenigen weerstand te laten overwinnen : dan ontbreekt op den top der contractie elke spontane verslapping en de kromme, die men bij belasting verkrijgt, is in elk opzicht identiek met de tonische rekkingskromme van de rustende spier. De beteekenis van deze verschijnselen voor het leven van het dier is gemakkelijk te begrijpen. De slak buigt b.v. rechts om. Dan trekt zij de spieren rechts samen. Daardoor verhoogen deze den binnendruk in het dier en de rest van de spieren, vooral dus links, geeft passief of plastisch mee, zooals zij dat ook op het toestel bij belasting zouden doen. Indien het dier nu weer recht wil worden, verslapt de rechter spiergroep en trekt de linker spiergroep samen. Deze contractie moet in tonus overgaan, anders wordt de rechte houding van het dier immers niet hersteld. Aangezien in dit geval de linker spiergroep zich, zonder weerstand te ondervinden, samentrekt, moet de tonus zich volgens de gegevens van Postma herstellen.

HET TONUSCENTRUM

Ik heb vroeger aangetoond, dat de slakken in de pedaalganglia over een de tonus regelend centrum beschikken. De werking is specifiek, d.w.z. zij beperkt zich tot regelen van de tonus. Bovendien gedragen deze ganglia zich als typische

centra van « lage » dieren. De spieren van een slak bestaan, zooals boven reeds gezegd, niet uit geïsoleerde « motor units ». Elke opwekking van een spiergedeelte strekt zich tot het geheel van den huidspierzak uit. Zij strekt zich des te verder uit, naarmate de prikkel sterker was. Een individueele beheersching van spierelementen door het centrum bestaat dus niet. De tot nu toe beschreven spierfuncties zijn geheel van periphere natuur; zij hebben ook bij onstentenis van de pedaalganglia plaats. De ganglia zijn slechts in staat den afloop van deze verschijnselen quantitatief te veranderen, n.l. ze te versterken of te verzwakken. Door deze invloeden kan de aanpassing van de spier aan vermeerderde drukking versneld worden en er kan voor gezorgd worden dat de rekking niet in overdreven mate plaats heeft. Ook is, zooals nu Postma heeft aangetoond, een functie van de pedaalganglia, om ervoor te zorgen, dat de spieren bij *een bepaalde lengte* zoo grooten weerstand tegen passieve rekking gaan bieden, dat zij met den druk in het coeloom in evenwicht komen. Wij noemen deze verrichting regeling van het « tonusniveau ». Ook wordt de tonus in alle spierelementen gelijkvormig geregeld (gecoördineerd). Hierdoor handhaaft het dier zijn normale gedaante.

Door de pedaalganglia wordt bovendien een fijne aanpassing van de spierlengte aan den zich wijzigenden binnendruk teweeggebracht, waarbij n.l. het tonusniveau (de gehandhaafde relatieve spierverkorting) bij hooger wordenden binnendruk afneemt, terwijl het bij verlaging van den druk geleidelijk toeneemt. Maar ook deze regeling berust op quantitatieve wijziging van verrichtingen, die in de spier zelf gelocaliseerd zijn. Centrum en zenuwen moeten dus bij de slakken, in tegenstelling tot de vertebraten, in staat zijn, quantitatief verschillende invloeden te oefenen en te geleiden.

Keith Lucas en later G. Kato hebben immers aangetoond dat de geleiding in de vertebraten-zenuw geheel de « alles- of niets-wet » volgt. Een beeld kan dit verduidelijken. We vergelijken een zenuw met een lont. Hierin plant zich een verbrandingsproces voort. Elk onderdeel van de lont produceert het voortgeleide proces zelf en de mate van dit proces is niet afhankelijk van de kracht waarmede de lont aan één uiteinde werd ontstoken, wel echter van de hoeveelheid brandbare stof, die in elk gedeelte van de lont aanwezig is. De volgende proef is voor de deugdelijkheid van dit beeld voor de zenuw het bewijs : indien men een bepaald stuk van die lont bevochtigt, zal het verbrandingsproces, zoolang het nog door het meer en meer vocht opnemende stuk loopt, aldaar verzwakt worden; komt het echter in het daarop volgende droge stuk van de lont, dan bereikt het daar weer zijn volle kracht. Op de zenuwen van vertebraten toegepast, gebruikt men in de plaats van vocht een narcotisch vergif. Op het vergiftigde traject vermindert dan de intensiteit van het geleidingsproces, om in het daarop volgende gezonde traject weer normaal te worden : zoolang de geleiding nog door het genarcotiseerde traject heen gaat, is dan ook de reactie van de spier totaal onverzwakt, om vrijwel onmiddellijk tot nul te dalen, zoodra het genarcotiseerde traject niet meer geleidt. Doordat in elk deel van de zenuw de aldaar

aanwezige « brandstof » de « limiting factor » voor het proces is, brandt, als het ware, bij elke impuls-golf alle brandstof op; de zenuw is derhalve na elke golf totaal « refractair », d.w.z. zij is voor een tijd, die in duizendste secunden gemeten dient te worden, niet prikkelbaar en zij geleidt niet. Dan komt herstel (« lading van de lont ») en opnieuw geleidingsvermogen. Hoe is dat nu bij de zenuwen van een slak? Alle overeenkomstige proeven geven aldaar resultaten, die tegengesteld zijn aan die, welke wij besproken hebben voor de gewervelde dieren. Bij slakken is dus de geleiding in elk onderdeel van de zenuw wel afhankelijk van de grootheidsorde van de impuls in het voorafgaande stuk en in laatste instantie van de kracht, waarmede de zenuw geprikkeld werd. Daarom dooft hier bij locale narcose van de zenuw (tusschen prikkelplaats en spier) de spierwerking *geleidelijk* uit. Geleidelijk herstelt de spierwerking zich, als men het narcoticum door bloed of, bij zeedieren, door zeewater vervangt. Indien men de zenuw door twee narcosekamers laat loopen en, na uitdooving van de spierwerking, in één kamer het narcoticum door zeewater vervangt, dan herstelt zich de spierwerking, hetgeen bij een lontgeleiding niet het geval zou zijn. De impuls dooft dus bij de slakke-zenuw in een langer stuk, waarin de geleidbaarheid gelijkmatig verminderd is, eerder uit, dan in een korter (decrement).

Al deze verschijnselen bewijzen, dat de grootte van het geleidingsproces niet bepaald is door de hoeveelheid « brandstof » in elk zenuwgedeelte, maar dat zij afhangt van de kracht van het proces in het voorafgaand gedeelte. Daarom blijft het proces zwak in het gezonde stuk, hetwelk op het genarcotiseerde stuk volgt. Klaarblijkelijk reageert elk volgend stuk op de grootte van de impuls in het voorafgaande met een klein verlies aan intensiteit (« met decrement »). Op deze onderlinge afhankelijkheid van de deelen berust het vermogen van de slakke-zenuw, quantitatief verschillende impulsen te geleiden. Dit blijkt nog uit een andere reeks van proeven. Indien niet de beschikbare hoeveelheid brandstof, maar coördinatie van alle deelen onderling de grootte van het geleidingsproces bepaalt, kan bij elke impuls niet alle brandstof opbranden, d.w.z. er mag geen « absoluut refractaire periode » na de geleiding van een impulsgolf bestaan. Het al of niet bestaan van een absoluut refractaire periode wordt door eenvoudige proeven getoetst. Men laat twee inductieschokken zeer snel na elkander op zulk een zenuw inwerken en vergelijkt de door de summatie van die twee schokken verkregen spiercontracties met het effect van één enkelen schok. Indien de tweede schok in een absoluut refractaire periode van den eersten schok valt, dan blijft hij onwerkzaam. We konden vaststellen, dat er geen tijdsafstand tusschen twee afzonderlijke inductieschokken te vinden is, waarbij het effect van twee schokken niet sterker is, dan het effect van een afzonderlijken schok. Het meeste effect verkrijgt men, indien men beide schokken samen doet vallen (bij zenuwen van gewervelde dieren bestaat een summatie van twee werkzame, gelijktijdige prikkels niet!). Met toenemenden tijdsafstand tusschen beide prikkels neemt het effect dan af tot een minimum, hetwelk echter toch, bijna altijd, boven het

effect van één afzonderlijken schok ligt. Dan neemt, met verder toenemenden tijdsafstand tusschen beide prikkels, het effect weer toe. Tot het minimum (tijdsafstand tusschen beide prikkels van ongeveer 0,003 Sec.) werken beide prikkels zoo snel achter elkander, dat zij te zamen één enkele geleidingsgolf in de zenuw opwekken, waarbij de tweede prikkel het door den eersten overgelaten « brandstof »-residu doet ontbranden. Dat het effect door een langer interval vermindert, kan door een « relatief refractaire periode », dus door het restitutieproces na den eersten prikkel worden verklaard. Bij een interval van langeren duur dan 0,003 Sec. wekt de tweede schok een tweede golf in de zenuw op, die eerst in de spier summatie teweegbrengt.

Het bezit van een lichaamsholte met variabelen inhoud (n.l, het schizocoel van gastropoden), eischt dus het bezit van spieren, zooals zij bij dieren met andere organisatie als locomotiespieren niet voorkomen. Het bezit van die spieren eischt verder bijzondere zenuwen, met het vermogen, verschillende impulsquantiteiten te geleiden, zenuwen dus, wier functie op een hoogeren trap van organisatie staan dan de periphere zenuwen van hoogere dieren. Daarentegen zijn de centra van deze dieren met hun voornamelijk quantitatief regelend vermogen, primitief, ook in tegenstelling met de centra van hoogere dieren. Elk organisatietype is een in zich gesloten geheel van factoren met nauwkeurig op elkander afgestemde eigenschappen.

De phylogenetische theorieën, door welke men in de vorige eeuw de groote diergroepen van elkander wilde afleiden, hebben de eigenschappen der bestanddeelen der organismen buiten beschouwing gelaten. Spier was spier, zenuw was zenuw en centrum was centrum, onverschillig bij welk dier. Men construeerde uit de bestanddeelen van één diergroep in de verbeelding een andere groep, zooals men uit een bouwdoos verschillende gebouwtjes kan samenstellen. De studie van de eigenschappen echter verandert deze phylogenetische vraagstukken ten eenenmale. Dergelijke deelen zijn bij verschillende groepen niet alleen telkens geheel iets anders, maar zij vormen bij elk type volstrekt geen mozaïk, waaraan men steentjes naar willekeur kan toevoegen of waarvan men ze kan wegnemen. De deelen vormen door hunne harmonisch-specifieke eigenschappen een geheel. Geen deel kan veranderd worden, zonder dat de verandering de andere deelen harmonisch omvat.

Wij zullen nooit de phylogenetische problemen begrijpen, voordat wij het wezen der organisatie kennen; wij leeren niet de organisatie door de phylogenie, zooals men in de vorige eeuw meende, maar later wellicht eens de phylogenie door dieper inzicht in het wezen der organisatie kennen. Onze eigenlijke, definitieve taak (wij herhalen onzen aanhef) is de vraag te beantwoorden : « wat is leven? » Wij moeten de vervulling van deze taak aan komende geslachten overlaten. Wij zullen ons voorloopig moeten beperken tot het werken aan het probleem, wat organisatie is en wat haar algemeene wetten zijn. Wij hebben als biologen bovendien de taak onderwijs te geven; het belangrijkste onderwerp van elk

onderwijs in de biologie echter is het wezen der organisatie. Want ook ons dagelijksch maatschappelijk en economisch leven wordt door de algemeene wetten der organisatie beheerscht.

Laboratorium voor vergelijkende physiologie van de Rijks-Universiteit, Utrecht.

NIEUWERE LITERATUUR AANGAANDE HET BEWEGENDE ORGAANSTELSEL VAN GASTROPODEN

1930. JORDAN, H. J., Der Tonus glatter Muskeln als Funktion der Muskelfluidität. (*Proc. Kon. Acad. v. Wetensch.* Amsterdam, 33, 788-791.)

1932. JORDAN, H. J. und H. LULLIES, Dekrementleitung, Ungültigkeit des Alles- oder Nichtsgesetzes, refraktäre Periode und Reizsummation beim Fussnerven von Aplysia limacina. (*Ibid.*, 35, 1196-1201.)

1933. — — Leitung und refraktäre Periode bei den Fussnerven von Aplysia limacina. (*Zeitschrift vergleichende Physiologie*, 19, 648-665.)

1933. POSTMA, N., Recherches sur l'allongement du pied de l'escargot, etc. (*Proc. Kon. Akad. v. Wetensch.* Amsterdam, 36, 360-371.)

1933. KOSCHTOJANZ, CH. S. und MUJEEW, W. A., Zur Frage nach den Wechselbeziehungen zwischen Tonus und Tetanus in den glatten Muskeln von wirbellosen Tieren. (*Russ. Zeitschr. f. Biol.*, t. II, n° 6, pp. 503-508.)

1934. POSTMA, N., Interaction between viscous and tetanic functions in the foot of the snail (*Helix pomatia*). (*Proc. Kon. Akad. v. Wetensch.* Amsterdam, 37, 348-354.)

1935*a*. JORDAN, H. J., Tonische Verkürzung und tonisches Festhalten der Verkürzung bei den Muskeln von Aplysia limacina unter Einfluss wechselnder Temperaturen. (*Ibid.*, 38, 358-365.)

1935*b*. — Viscosity effects in the living protoplasm and in muscles. First report on Viscosity and Plasticity, Chapter VI. (*Verhand. Kon. Akad. v. Wetensch.* Amsterdam, Afd. Natuurkunde, le sectie 15, 214-255.)

1935*a*. POSTMA, N., Onderzoekingen betreffende het herstel van de Tonus bij de slakkevoet (*Helix pomatia* L.) door prikkeling en betreffende de invloed van het centrale zenuwstelsel daarop. (*Acad. Proefschrift Utrecht. Fac. Wis- en Natuurk.*)

1935*b*. — Tonus phenomena in the foot of the snail (*Helix pomatia*). (*Proc. Kon. Akad. v. Wetensch.* Amsterdam, 38, 1036-1039.)

RHEOPHILOUS MOLLUSKS OF THE ESTUARY OF THE CONGO RIVER

(Studies of African Land and Fresh-water Mollusks. 9)

BY

Joseph BEQUAERT (Boston) and W. J. CLENCH (Cambridge).

(Plate I.)

The study of estuarine mollusks is of more than passing interest. It touches upon the general question of how marine animals became adapted to fresh-water, a problem which was very ably treated by Professor PELSENEER some thirty years ago (1). We are pleased to offer a small contribution to this subject in the Jubilary Volume dedicated to Professor PELSENEER.

Before reaching the Atlantic, the Congo River forms a large estuary, below the last rocky rapids of the Cataracts, some 5 kilometers above Matadi. On this long stretch, of some 130 kilometers, physical and ecological conditions vary considerably. At the mouth proper, for some 50 kilometers, as far as the western tip of Mateba Island, the tides are strongly felt and the water is highly brackish; the deep main channel runs here through a zone of low mangrove forest, cut up by numerous creeks. In the next 40 kilometers, as far as Boma, the river stretches out into a broad and shallow pool, with many alluvial islands, sand-bars and mudflats; the tides are slight and the water is moderately or hardly brackish. The interesting molluscan fauna of these lower two reaches is fairly well known and has been discussed elsewhere (2).

In the upper reach of the estuary, between Matadi and Boma, the river flows for some 40 kilometers in one rather narrow and deep, winding channel, margined by abrupt, rocky shores. The water is not in the least brackish and the tides are no longer felt. The seasonal rise and fall of the level is, however, considerable, the difference between high and low water reaching 6 to 8 m. at Matadi. The channel measures one-half to two kilometers in width and its shores

(1) P. PELSENEER, 1906, L'origine des animaux d'eau douce. (*Bull. Acad. Belg., Cl. Sci.* [1905], pp. 699-740.)

(2) See H. A. PILSBRY and J. BEQUAERT, 1927. (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, LIII, pp. 561-567.)

fall rapidly to depths of 50 to 70 m.; exceptionally, at Hell's Caldron (« Chaudron d'Enfer »), the river is slightly over 100 m. deep. The steep banks are fringed with many rocky ledges, often emerging at low water, about which the rushing waters form eddies, whirlpools and vortices. The velocity in mid-stream varies from 5 to 11 kilometers per hour at low water, and from 18 to 20 kilometers per hour at high water. These highly peculiar conditions restrict the molluscan fauna to forms that are able to adhere to bare rocks and to resist the mechanical action of the swift current; while on the other hand they must be adapted to considerable variation in the depth of the stream. The rheophilous, or current-loving, adaptations of these mollusks must of necessity be of a higher order than those of animals found in the rapids of the Cataract region farther upstream. In the rapids, there are not only many quiet stretches, with sand-bars or mud-flats, but the rocks washed by the current are usually covered with a dense growth of mosses, liverworts and peculiar algae-like flowering plants (Podostomonaceae and Hydrostachyaceae), which provide ample shelter and food for many fresh-water animals.

The malacological possibilities of the Matadi-Boma channel were first brought to light by the discovery of *Pseudogibbula duponti*. This remarkable marine-like genus and species of snails was found by Emile Dupont, in 1887, in large numbers at Vivi, on rocks of amphibolic gneiss emerging on the shores of the Congo at low water, but which were constantly moistened by whirlpools. Dautzenberg, who described it in 1891 (*Bull. Ac. Belgique*, 3e Série, XX, 1890, p. 570, Pl. 1, figs. 2-6), concluded from a study of the texture of the shell and the shape of the columella and operculum, that it belonged to the Littorinidae, but it has recently been transferred to the Synceridae.

So far as known, *Pseudogibbula* had not been found after 1887 by any other collector, the specimens scattered in various collections being apparently all part of the original lot described by Dautzenberg, and distributed by him with his customary generosity. When Mr. Maurice Bequaert went to reside for several months at and near Matadi, in 1931-1932, he was urged by the senior author to search for *Pseudogibbula*. His careful investigations resulted in the discovery, not only of Dupont's snail, but of five other gastropods, all living attached to rocks in the full rush of the waters. The collections were made in February, when the river is at its lowest. Notwithstanding this favorable circumstance, the search for minute snails, with a hand-lens, in bright sunlight, on the moist surface of heavy rocks, was most tedious and not without danger. Only two spots were investigated, *viz.*, Ango-Ango, on the left bank of the River, some 4 kilometers below Matadi; and the Islet of Kalawanga, on the right bank opposite Leopold II Point, about 2 kilometers above Matadi. Of the six species of snails, three were taken in single specimens only. It may therefore be safely predicted that many other unusual finds await the skill and efforts of the malacologist in the Matadi-Boma channel of the Congo.

FAMILY NERITIDAE

Septariellina, new genus.

Shell small, solid, capuliform, apparently consisting of a minute embryonic whorl, visible above, and a very large body-whorl. Opposite the inner margin of the aperture the body-whorl is truncate, the flattened area being separated by a narrow slit from the outer rim of the columella. Aperture very large, broadly elliptical, the outer lip thin and evenly curved into the columellar margin. Columella narrow, entire, its raised lower outer margin bordering the narrow, but distinct umbilical slit. Operculum unknown, but probably present in life.

GENOTYPE : *Septariellina congolensis*, new species.

The true relationship of this minute water snail remains doubtful. If our surmise that the animal was operculate be correct, it would seem to come nearest to *Septaria* and consequently we place it provisionally in the Neritidae. All species of *Septaria* are very much larger, show no trace of an embryonic whorl above, and have the columella flattened into a broad plate.

Septariellina congolensis, new species.

(Plate I, Fig. 3 ; Text-figures 1 A-B.)

Shell capuliform, in general shape much like *Crepidula*; in front (or apertural) view broadly elliptical, about one and one-half times as wide as high, the aperture occupying four-fifths of the total width and the entire height; seen from

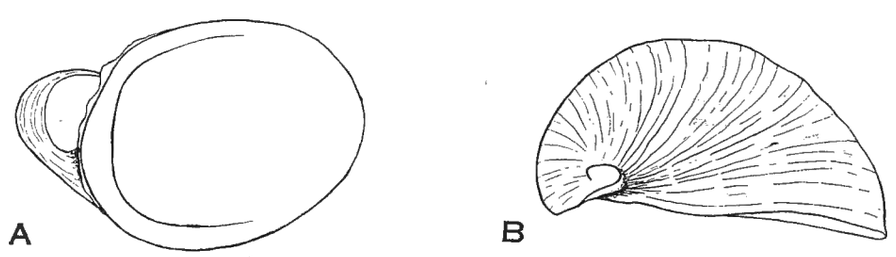


FIG. 1. — *Septariellina congolensis* BEQUAERT and CLENCH.
Holotype; about × 20; A, seen directly in front; B, from above.

above the shell is semi-oval, very strongly convex on one side, nearly straight on the other, but with the truncate portion of the body-whorl slightly protruding. Two whorls only visible : a minute embryonic whorl, forming a slightly raised knob on the upper side of the shell, in the upper left hand corner a short dis-

tance from the columellar margin; body-whorl occupying nearly the entire shell, with a flat truncation to the left of the aperture. Seen from below, the shell is semi-oval, with a deep and narrow umbilicus which continues upward as a narrow slit between the flattened truncate area of the body-whorl and the outer rim of the columella. Aperture regularly and broadly elliptical; outer lip thin, entire, evenly rounded into the columellar margin, which is nearly straight, slightly flattened and entire. Outer surface covered with a thin, uniformly pale yellowish periostracum. Sculpture of body-whorl of very fine, irregular growth-striæ, embryonic whorl smooth.

Width, 2.6 mm.; height, 1.8 mm.; smallest diameter (seen from above), 1.0 mm.; aperture, 2.0 by 1.8 mm.

Holotype, Museum of Comparative Zoölogy, Cambridge, Mass., No. 59807. Belgian Congo : Ango-Ango (about 4 kilom. south of Matadi), in the River Congo, on rocks in swiftly flowing water (MAURICE BEQUAERT Collector).

FAMILY **BULIMIDAE (AMNICOLIDAE)**

Lobogenes schoutedeni, new species.

(Plate I, Figs. 1 and 2.)

Shell elongate ovate-conic, rather solid, nearly imperforate, with the apex obtuse, yellowish-brown in color. Whorls four to five, moderately convex below the suture; body-whorl rounded off at the periphery, taking in about two-thirds of the height. Surface dull; first whorl smooth; remainder distinctly and closely sculptured with many, fine and rather weak, raised spiral cords, separated by engraved intervals about as wide as the cords; on the body-whorl the sculpture is somewhat effaced at the periphery; vertical growth lines exceedingly fine. Aperture simple, about two-fifths of the height of the shell, broadly ovate, nearly vertical. Outer lip sharp, not produced forward, nearly straight in profile. Columella concave, moderately thickened, folded over part of the very narrow, slit-like umbilicus, connected with the upper edge of the aperture by means of a thin, white callus. Operculum thin, corneous, paucispiral with eccentric nucleus.

Height, 2.5 mm.; width, 1.7 mm.; aperture, 1.0 by 1.0 mm.; 4 whorls. Holotype, Ango-Ango. Pl. I, Figs. 1-2.

Height, 2.4 mm.; width, 1.7 mm.; aperture, 1.2 by 1.0 mm.; 4 whorls. Paratype, Ango-Ango.

Height, 2.7 mm.; width, 1.8 mm.; aperture, 1.2 by 0.9 mm.; 5 whorls. Paratype, Ango-Ango.

Height, 2.6 mm.; width, 1.8 mm.; aperture, 1.2 by 0.8 mm.; 5 whorls. Paratype, Ango-Ango.

Height, 2.8 mm.; width, 1.8 mm.; aperture, 1.3 by 1.1 mm.; 5 whorls. Paratype, Kalawanga.

Height, 2.6 mm.; width, 1.8 mm.; aperture, 1.3 by 1.0 mm.; 5 whorls. Paratype, Kalawanga.

Holotype, Museum of Comparative Zoölogy, Cambridge, Mass., No. 59805. Belgian Congo : Ango-Ango (about 4 kilom. south of Matadi), in the River Congo, on rocks in the swiftly flowing water (MAURICE BEQUAERT Collector).

Numerous paratypes from Ango-Ango (M. C. Z., No. 59806) and from Kalawanga (M. C. Z., No. 93259), an islet on the right bank of the Congo River opposite Leopold II Point (about 2 kilom. north of Matadi). All obtained under the same conditions by the same collector.

Lobogenes zairensis, new species.

(Plate I, Fig. 4.)

Shell broadly ovate-conic, rather solid, imperforate, with the apex strongly corroded in the single type, yellowish-olive in color. Remaining two whorls strongly convex below the suture. Body-whorl very large, taking up nearly four-fifths of what remains of the height, convex throughout, rounded off at the periphery. Surface glossy, with low growth-striæ which become much stronger and more regular behind the outer lip; an exceedingly fine, spiral sculpture of engraved lines is very faintly visible on the upper portion of the body-whorl. Aperture simple, about half of the remaining height, ovate and slightly oblique. Outer lip thick and produced forward in its upper two-thirds, slightly sinuous toward the suture; very strongly curved inward at the base. Columella concave, moderately thickened, connected with the upper edge of the aperture by means of a thin, white callus. Operculum thin, corneous, paucispiral with eccentric nucleus.

Height, 4.0 mm.; width, 3.3 mm.; aperture, 2.0 by 2.0 mm.

Holotype, Museum of Comparative Zoölogy, Cambridge, Mass., No. 93258. Belgian Congo : Kalawanga Islet, on the right bank of the Congo River opposite Leopold II Point (about 2 kilom. north of Matadi), on rocks in swiftly flowing water (MAURICE BEQUAERT Collector).

The distinctly calloused columella induces us to place this and the foregoing species in the genus *Lobogenes* rather than in *Hydrobia* (=*Paludestrina*).

Hydrobia plena, new species.

(Plate I, Fig. 5.)

Shell broadly ovate-conic, rather thin, openly umbilicate, with the apex obtuse, yellowish-white in color. Whorls nearly four, very convex below the sutures; body-whorl rounded off at the the periphery, taking in about five-sixths of the height. Surface dull, sculptured with very fine, vertical growth-striæ,

no spiral sculpture visible. Aperture simple, a little over half of the height of the shell, broadly ovate, vertical. Outer lip sharp, straight in profile, not produced forward. Columella concave, not thickened, not appreciably connected with the upper edge of the aperture. Operculum thin, corneous, paucispiral with eccentric nucleus.

Height, 1.4 mm.; width, 1.8 mm.; aperture, 1.0 by 1.0 mm.; 4 whorls.

Holotype, Museum of Comparative Zoölogy, No. 59802. Belgian Congo : Ango-Ango (about 4 kilom. south of Matadi), in the River Congo, on rocks in swiftly flowing water (MAURICE BEQUAERT Collector).

The single specimen available is probably immature; yet the broad shape and the wide umbilicus will render it readily recognizable. The operculum seems to refer it to the subfamily Amnicolinae of Bulimidae, although we cannot be quite positive that it might not be placed better in Synceridae. In any case, it is quite different from any described African Amnicolinae and Synceridae, and especially from *Syncera hessei* (O. BOETTGER), described from the mouth of the Congo.

FAMILY SYNCERIDAE (ASSIMINEIDAE)

Valvatorbis, new genus.

Shell small, disciform, with low but distinct spire, convex above, flattened below, sharply carinate at the periphery of the body-whorl, very broadly umbilicate. Operculum simple, corneous, paucispiral, with eccentric nucleus.

GENOTYPE : *Valvatorbis mauritii*, new species.

We were at first inclined to place this aberrant shell in the VALVATIDAE, but the paucispiral operculum removes it from that family. At the suggestion of Dr. H. A. PILSBRY, we place it in the Synceridae, although its affinities within that family remain obscure. In general appearance, it shows much similarity to *Laciniorbis* v. MARTENS, of New Guinea, which Thiele places in the Adeorbidae.

Valvatorbis mauritii, new species.

(Plate I, Fig. 6; Text-figures 2 A-C.)

Shell depressed, lens-shaped, very convex above, somewhat flattened below, the two sides separated by a very sharp peripheral carina, broadly umbilicate, rather solid, with the apex very obtuse and somewhat flattened, yellowish-brown in color. Whorls four, slightly convex, little impressed at the sutures; body-whorl taking in most of the height; peripheral carina flattened, very sharp, wing-like, ending exactly at the upper edge of the aperture. Umbilicus very

broadly open, deep, funnel-shaped. Sculpture of many well-marked, regularly spaced, fine, spiral cords, covering the entire body-whorl and extending deep into the umbilicus; above the peripheral carina the cords are coarsely serrulate, owing to minute, somewhat scaly outgrowths of the periostracum; no such serrulation is to be seen on the cords below the periphery. Aperture simple, flattened ovate, with an angular projection at the end of the peripheral carina; the upper part of the outer lip extending much farther forward than the portion below the peripheral keel. Columella slightly thickened, connected by means of a narrow, thin, whitish callus with the upper edge of the outer lip. Operculum corneous, paucispiral, with eccentric nucleus.

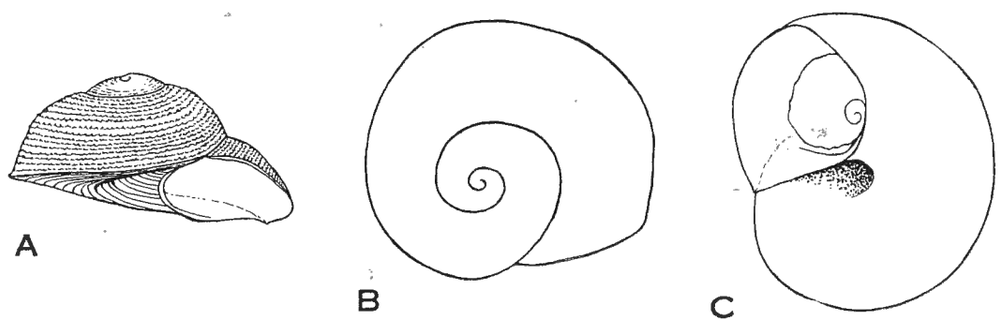


FIG. 2. — *Valvatorbis mauritii* BEQUAERT and CLENCH.
Holotype; about × 20; A, seen directly in front; B, outline from above; C, outline from below.

Height, 1.0 mm.; greatest width, 2.0 mm.; aperture, 1.0 by 1.3 mm. Holotype, Pl. I, Fig. 6.

Height, 1.0 mm.; greatest width, 2.2. mm.; aperture, 1.0 by 1.2 mm. Paratype.

Height, 1.0 mm.; greatest width, 2.0 mm.; aperture, 1.0 by 1.2 mm. Paratype.

Height, 0.9 mm.; greatest width, 2.0 mm.; aperture, 1.0 by 1.1 mm. Paratype.

Holotype, Museum of Comparative Zoölogy, Cambridge, Mass., No. 59803. Belgian Congo : Ango-Ango (about 4 kilom. south of Matadi), in the River Congo, on rocks in swiftly flowing water (MAURICE BEQUAERT Collector).

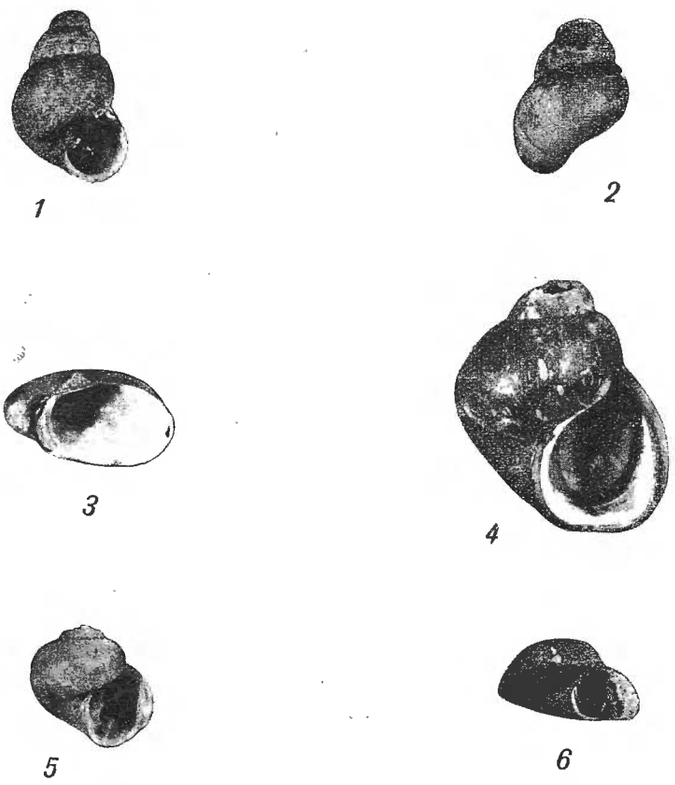
Numerous paratypes (M. C. Z., No. 59804) from the same locality.

Pseudogibbula duponti Dautzenberg.

Many specimens of this remarkable snail were found alive, in all stages of growth, by Mr. MAURICE BEQUAERT, attached to rocks in swiftly flowing water, at Ango-Ango, as well as on the Islet of Kalawanga. The species was first obtained in the River Congo at Vivi, some 2 kilometers above Kalawanga.

DAUTZENBERG placed *Pseudogibbula* in the LITTORINIDAE. But CONNOLLY (1929, *Ann. Mag. Nat. Hist.* (10) III, p. 172) concluded, from a study of the radula, that it is a member of the family SYNCERIDAE.

PLATE I.



FIGS. 1 and 2. — *Lobogenes schoutedeni* BEQUAERT and CLENCH. Holotype; × 10.

FIG. 3. — *Septariellina congolensis* BEQUAERT and CLENCH. Holotype; about × 10; seen slightly obliquely from above.

FIG. 4. — *Lobogenes zairensis* BEQUAERT and CLENCH. Holotype; nearly × 10.

FIG. 5. — *Hydrobia plena* BEQUAERT and CLENCH. Holotype; about × 10.

FIG. 6. — *Valvatorbis maurilii* BEQUAERT and CLENCH. Holotype; × 10; seen slightly obliquely from below.

LIFE TABLES FOR THE PECAN NUT CASE BEARER, *ACROBASIS CARYAE* GROTE [1]

BY

Raymond PEARL and John R. MINER (Baltimore).

In the immediately preceding paper in this series of studies on life duration [2] there were presented new and complete life tables for a series of lower organisms, and all the other known cases were reviewed where tables, partial or complete, for animals other than man had been computed and published. The list of species for which such information — which is fundamental for all rational scientific discussion of the process of organic evolution — is available is extremely meager as yet. Among the insects complete life tables have as yet been calculated for only one representative of each of two families; namely the Orthoptera, represented by the cockroach *Blatta orientalis*, for which there was computed [2] a life table from the data of Rau [3], and the Diptera, represented by *Drosophila melanogaster* and various of its mutant forms, for which life tables, complete or partial, have been computed by Pearl and his colleagues and students [4] and by Steinfeld [5] and Lüers [6].

---

[1] From the Department of Biology of the School of Hygiene and Public Health of the Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland. U. S. A.

This paper constitutes n° XV of the senior author's series of *Experimental Studies on the Duration of Life*. Bibliographical references to the earlier papers in this series will be found in Pearl, R. The Rate of Living : Being an Account of some Experimental Studies on the Biology of Life Duration. New York (Knopf), 1928, pp. [XVI] + 185.

[2] PEARL, R., and MINER, J. R., Experimental studies on the duration of Life. XIV. The comparative mortality of certain lower organisms. (QUART. REV. BIOL., vol. X, pp. 60-79, 1935.)

[3] RAU, P., The biology of the roach, *Blatta orientalis*. (TRANS. ACAD. SCI. ST. LOUIS, vol. 25, pp. 57-79, 1924.)

[4] See footnotes 1 and 2 for references.

[5] STEINFELD, H. Mc D., Length of life of *Drosophila melanogaster* under aseptic conditions. (UNIV. OF CALIFORNIA PUBL. IN ZOOLOGY, vol. 31, n° 9, pp. 131-178, 1929.)

[6] LÜERS, H., Die Beeinflussung der Vitalität durch multiple Allele, untersucht an

For no other order of the Insecta is there available a real life table, though Pearl and Parker (1) some years ago presented an ungraduated graph of the l_x line for the saturniid moth *Telea polyphemus* from the raw data of P. and N. Rau (2). In the present paper are given for the first time complete life tables for a lepidopteran insect.

The pecan nut case bearer, *Acrobasis caryae*, a phycid moth, was first described by A. R. Grote in 1881 from specimens reared by Coquillet from larvae found « boring into the twigs » of the pignut hickory, *Carya porcina*. An extremely thorough and precise observational and experimental investigation of its life history was published by Bilsing (3) in 1927, based upon six years work from 1918 to 1923 inclusive. The following account of the life history is quoted in condensed form from Bilsing.

The winter is passed in a tough silken hibernaculum attached to buds on the trees. At the approach of spring the larvae begin feeding on the buds to which these hibernacula are attached. Later they desert the hibernacula and enter the new tender growth at the juncture of leaf stems and make burrows, in which they pupate after attaining their growth. The duration of the pupal period and the time the spring-brood moths emerge is dependent largely on the temperature. When the mean temperature was low during the month of March, the larvae did not leave their hibernacula until early in April, but in years when the mean temperature was high enough to start tree growth before the 20th. of March they began feeding prior to that time. If a period of high temperature was followed by a period of lower temperatures, larval and pupal development was retarded and the average duration of the pupal stage was greatly lengthened. This had an effect on the number of the insects in the succeeding generations. When low temperatures in March were followed by high temperatures in April, the pupal stage was shortened and there were a considerable number of moths emerging daily during the period over which emergence occurred. The moths emerged at night and, on the fourth or fifth night after they emerged, began to deposit eggs on the nuts when the latter were about the size of English peas.

These eggs hatch in about five days, and after feeding on the buds immediately below the nut clusters for about two days the larvae enter the nuts at their bases by cutting circular holes. The pupal stage is passed within the larval burrow and lasts about nine days. The first generation moths emerge during the latter part of May and the early part of June. Oviposition begins on the third or fourth night after emergence.

The eggs hatch in four days and the larvae enter the nuts as in the preceding generation.

After completing their development they pupate within the larval burrow. The

---

vestigial-Allelen von *Drosophila melanogaster*. (ROUX'S ARCH. F. ENTWICKLUNGSMECH., Bd. 133, pp. 88-177, 1935.)

(1) PEARL, R. and PARKER, S. L., Experimental studies on the duration of life. IX. New life tables for *Drosophila*. (AMER. NAT., vol. 58, pp. 71-82, 1924.)

(2) RAU, P. and RAU, N., Longevity in saturniid moths and its relation to the function of reproduction. (TRANS. ACAD. SCI. ST. LOUIS, vol. 23, pp. 1-78, pl. I-IV, 1914.)

(3) BILSING, S. W., Studies on the Biology of the Pecan Nut Case Bearer. (TEXAS AGRICULTURAL EXPERIMENT STATION, *Bull.* n° 347, 1927, p. 71.)

moths of the second generation emerge between July 22 and September 7, depositing their eggs in grooves at the tips and bases of the nuts or on buds below the nut clusters.

It requires about four days for the eggs of the third generation to hatch. The larvae feed within the nuts as in the two preceding generations, or on the interior of the shucks, or on the shucks where two or three nuts touch at their bases. The moths of the third generation emerge principally during the month of September, but emergence continues sometimes as late as the 25th. of October, oviposition occurring from four to nine days after emergence.

The eggs of the fourth generation hatch in from five to nine days, after which the young larvae feed on shucks or at the bases of the leaf petioles and later spin their overwintering hibernacula.

The data for the present actuarial analysis of the life duration of the adult moths are taken from Bilsing's records. In the case of the spring brood (Bilsing's Table 8, p. 30) and the first generation (Table 18, p. 45) the observations of the years 1922 and 1923 were combined for mathematical treatment. In the case of the second and third generations the data for the year 1923 alone were used. The experimental work upon which the observations are based appears to have been very carefully and critically done. To be sure the observations were made upon moths in captivity, but Bilsing presents evidence that any possible effect upon longevity produced from these conditions cannot have been quantitatively serious.

The observed distributions of length of life and the unsmoothed l_x's calculated from them are given in Table 1. It will be noted from this table that we have taken each age class of a day to center at the midpoint of elapsed time within the class. That is to say, we have assumed that the deaths recorded by Bilsing as at 1 day of age centered at age 0.5 days, reckoned from emergence. Bilsing's published figures are not entirely precise and clear on the point of how he recorded ages, but from internal evidence in the report we believe that our procedure is the correct one in the premises.

TABLE 1. — Duration of life of the pecan nut case bearer « Acrobasis caryae ».

UNSMOOTHED DISTRIBUTION

Age in days x	Spring brood, 1922-23				First generation, 1922-23				Second generation, 1923				Third generation, 1923			
	♂♂		♀♀		♂♂		♀♀		♂♂		♀♀		♂♂		♀♀	
	d'_x	l'_x	d'_x	l'_x	d'_x	l'_x	d'_x	l'_x	d'_x	l'_x	d'_x	l'_x	d'_x	l'_x	d'_x	l'_x
0-1	—	1000	—	1000	2	1000	4	1000	2	1000	—	1000	2	1000	1	1000
1-2	4	1000	8	1000	2	992	3	990	3	987	1	1000	—	980	—	995
2-3	12	970	10	953	9	985	11	982	—	967	1	995	—	980	—	995
3-4	30	881	30	895	60	951	74	954	26	967	26	989	7	980	13	995
4-5	21	657	23	719	55	722	70	765	36	795	48	852	15	912	23	928
5-6	18	500	24	585	53	513	75	586	29	556	33	598	19	765	21	809
6-7	8	366	13	444	31	312	52	394	13	364	16	423	14	578	19	701
7-8	12	306	15	368	17	194	30	261	8	278	21	339	11	441	19	603
8-9	12	216	14	281	9	129	20	184	9	225	7	228	6	333	13	505
9-10	6	127	14	199	9	95	17	133	5	166	8	190	9	275	19	438
10-11	4	82	4	117	8	61	11	90	4	132	7	148	5	186	12	340
11-12	3	52	4	94	4	30	3	61	3	106	7	111	5	137	18	278
12-13	2	30	6	70	1	15	12	54	3	86	5	74	2	88	8	186
13-14	1	15	1	35	2	11	3	23	3	66	1	48	1	69	7	144
14-15	1	7	4	29	—	4	3	15	2	46	2	42	2	59	5	108
15-16	—	—	—	6	1	4	2	8	—	33	2	32	—	39	4	82
16-17	—	—	—	6	—	—	1	3	1	33	—	21	1	39	4	62
17-18	—	—	—	6	—	—	—	—	1	26	2	21	—	29	5	41
18-19	—	—	—	6	—	—	—	—	—	20	—	11	1	29	2	15
19-20	—	—	1	6	—	—	—	—	—	20	—	11	—	20	—	5
20-21	—	—	—	—	—	—	—	—	1	20	—	11	—	20	1	5
21-22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	—	11	—	20	—	—
22-23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	—	11	2	20	—	—
23-24	—	—	—	—	—	—	—	—	1	13	1	11	—	—	—	—
24-25	—	—	—	—	—	—	—	—	1	7	1	5	—	—	—	—
TOTAL	134	—	171	—	263	—	391	—	151	—	189	—	102	—	194	—

The usual biometric constants for duration of life have been calculated from the d_x distributions of Table 1, and are presented in Table 2.

TABLE 2. — Biometric constants for duration of life of « Acrobasis caryae » as imago.

GROUP	Mean. (days)	Median. (days)	Standard deviation. (days)	Coefficient of Variation. (percent)
Spring Brood, 1922 + 1923 :				
Malès	5.71 ± .16	5.00 ± .20	2.76 ± .11	48.3 ± 2.4
Females	6.32 ± .17	5 60 ± .21	3.24 ± .12	51.2 ± 2.3
First Generation, 1922 + 1923 :				
Males	5.52 ± .10	5 07 ± .13	2.31 ± .07	41.9 ± 1.4
Females	6.00 ± .09	5.45 ± .11	2.71 ± .07	45.1 ± 1.3
Second Generation, 1923 :				
Males	6.44 ± .21	5.29 ± .26	3.81 ± .15	59.2 ± 3.0
Females	6.68 ± .17	5.56 ± .21	3.47 ± .12	51 9 ± 2.2
Third Generation, 1923 :				
Males	7.50 ± .25	6.57 ± .31	3.75 ± .18	50.1 ± 2.9
Females	8.74 ± .19	8.08 ± 24	3.90 ± .13	44.6 ± 1.8

From Table 2 the following points emerge :

1. Evidently the imaginal life of *Acrobasis caryae* is a brief one. It is, on the average, shorter than that of the rotifer *Proales decipiens* (1), one of the shortest-lived forms hitherto analyzed actuarially.

2. There is an evident tendency for the mean duration of life of *Acrobasis* as imago to increase in successive generations from the first on. The spring brood has a slightly longer mean life duration than the first generation, but the differences, for either males or females are not statistically significant, having regard to the probable errors involved. But the moths of the second generation are longer-lived than those of the first by 0.92±.23 days in the males and 0.68±.19 days in the females. These differences are both well over three

(1) NOYES, B., Experimental studies on the life-history of a rotifer reproducing parthenogenetically (*Proales decipiens*). (JOUR. EXP. ZOOL., vol. 35, pp. 225-255, 1922.)

times their respective probable errors, and may be regarded as very probably significant. The moths of the third generation are longer-lived than those of the second by $1.06 \pm .33$ days in the males and $2.06 \pm .25$ days in the females, again probably significant amounts.

3. The female moths in all groups tend to be longer-lived than the males by amounts that are generally probably significant, though not always certainly so, in comparison with their probable errors.

4. The distributions of deaths of *Acrobasis* all tend to be skew, as indicated by the differences between the means and the medians. In most cases these differences are either probably or certainly significant in comparison with their probable errors.

5. The relative variability of *Acrobasis* (as measured by the coefficient of variation) in duration of life is of roughly the same order as that found by Pearl and Parker (1) in closely inbred strains of *Drosophila*. In Table 2 above the *Acrobasis* coefficients range from 41.9 to 59.2 percent and average 49.0; in our second inbred test with *Drosophila* seven different lines gave coefficients ranging from 32.38 to 66.22 percent and averaged 47.3.

To the raw data of Table 1 were fitted the following curves expressed in units of 1 day and with origin at 0 days.

$$\text{Spring brood } ♂♂ : l_x = \frac{1001}{1 + e^{-6.908 + 2.487x - 0.2782x^2 + 0.01192x^3}}.$$

$$\text{Spring brood } ♀♀ : l_x = \frac{1001}{1 + e^{-6.908 + 2.262x - 0.2375x^2 + 0.00967x^3}}.$$

$$\text{First generation } ♂♂ : l_x = \frac{1000.1}{1 + e^{-9.210 + 3.029x - 0.2959x^2 + 0.01173x^3}}.$$

$$\text{First generation } ♀♀ : l_x = \frac{1000.1}{1 + e^{-9.210 + 2.978x - 0.2908x^2 + 0.01073x^3}}.$$

$$\text{Second generation } ♂♂ : l_x = \frac{1000.1}{1 + e^{-9.210 + 2.847x - 0.2567x^2 + 0.00769x^3}}.$$

$$\text{Second generation } ♀♀ : l_x = \frac{1000.1}{1 + e^{-9.210 + 2.785x - 0.2476x^2 + 0.00786x^3}}.$$

$$\text{Third generation } ♂♂ : l_x = \frac{1000.1}{1 + e^{-9.210 + 2.422x - 0.1941x^2 + 0.005579x^3}}.$$

$$\text{Third generation } ♁♁ : l_x = \frac{1000.1}{1 + e^{-9.210 + 2.408x - 0.2085x^2 + 0.006641x^3}}.$$

---

(1) PEARL, R. and PARKER, S. L., Experimental studies on the duration of life. II. Hereditary differences in duration of life in line-bred strains of *Drosophila*. (AMER. NAT., vol. 56, pp. 174-187, 1922.)

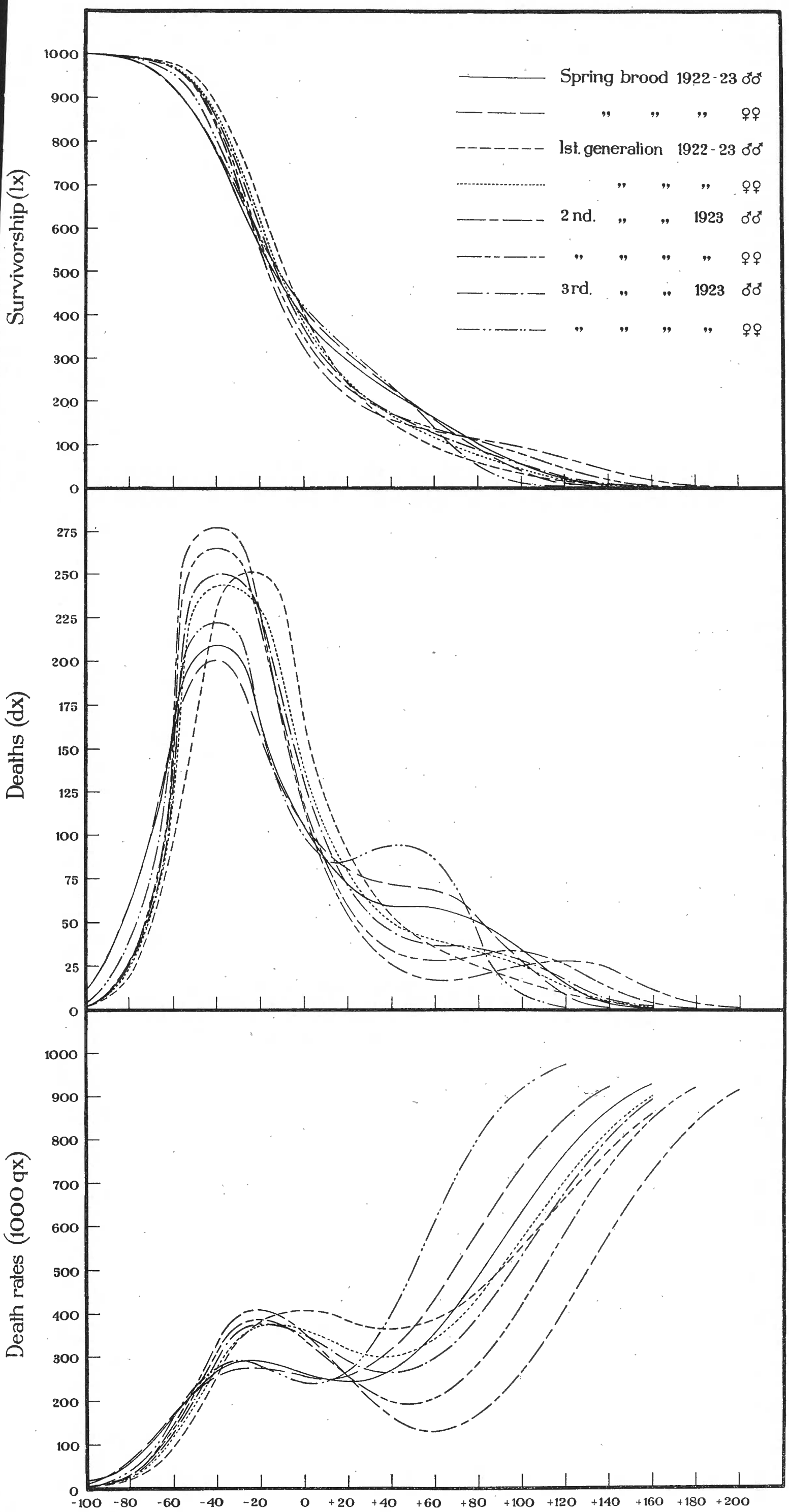


FIG. 1. — Survival, death, and death rate curves for **Acrobasis caryae** on a relative age base. The mean duration of life is taken as 100 percent on the abscissal scale, and all other ages (time duration) are expressed as percentage deviation (plus or minus) from this mean.

The values of l_x, d_x, and 1000 q_x derived from these curves are given in Table 3.

In Table 4 these life curves are put upon a basis of *relative age*, rather than absolute age, by the method explained in an earlier paper (cf. foot-note 2 on p. 169), where duration of life is expressed in terms, not of an absolute unit such as years or days, but of percentage deviations from the mean duration of life.

The mean durations of life of the various generations, as calculated from the smoothed distributions for the purpose of computing Table 4, are as follows :

Spring brood ♂♂	5.6588 days.
Spring brood ♀♀	6.3342 »
First generation ♂♂	5.5049 »
First generation ♀♀	5.9488 »
Second generation ♂♂	6.3546 »
Second generation ♀♀	6.5708 »
Third generation ♂♂	7.4298 »
Third generation ♀♀	8.7000 »

It is to be noted that these life tables for *Acrobasis* are directly determined from observation and depend upon no mathematical assumptions. Each individual is observed from birth (emergence) to death. « Expectation of life at birth » in the actuarial sense is, for such tables, identical with mean age at death of the whole population (1).

The life tables on a relative age base are depicted graphically in Figure 1.

In general these *Acrobasis* life tables fall into the Group B or Intermediate category (cf. foot-note 2 on p. 169), characterized commonly by a smoothly flowing l_x curve concave to the time axis in the first moiety of life and convex to the same axis in the last moiety, a d_x curve of moderate scatter relative to the time axis, and a q_x curve of moderate slope.

The most striking peculiarity of the values of the life tables for *Acrobasis* is that the death rates reach a maximum on the fourth to sixth day, decrease to a minimum on the seventh to eleventh day and then increase again to the end of life. This suggests the presence of some special factor in the causes of mortality acting on these insects. A similar maximum in the death rate is to be found at about age 20 years in some human life tables, as for instance in the Japanese life tables quoted by Glover (2) (pp. 226, 227, 253).

---

(1) For a discussion of the significance of different types of life tables depending upon their mode of derivation, see Pearl, R. and Ruth D. Pearl. The Ancestry of the Long-lived. Baltimore and London (Johns Hopkins and Oxford Univ. Presses), 1934, pp. XIV + 168.

(2) GLOVER, J. W., United States Life Tables, 1890, 1901, 1910, and 1901-1910. Washington (Gov't Printing Office), 1921, pp. 496.

TABLE 3. — Life tables for the pecan

Age in days x	SPRING BROOD, 1922-23						FIRST GENERATION, 1922-23					
	♂♂			♀♀			♂♂			♀♀		
	l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$
0–1	1000	8	8.1	1000	7	6.6	1000	1	1.5	1000	1	1.4
1–2	992	41	40.9	993	29	29.7	999	13	12.6	999	12	11.5
2–3	951	114	120.4	964	83	85.5	986	63	64.1	987	56	56.6
3–4	837	180	214 8	881	141	160.8	923	173	186.7	931	151	162.2
4–5	657	172	262.5	740	159	214.0	750	240	320.1	780	217	278.8
5–6	485	125	256.5	581	131	226.4	510	193	379.1	563	186	330.1
6–7	360	83	231.0	450	97	214.5	317	118	373.4	377	120	318.3
7–8	277	61	219.8	353	72	204.2	199	70	349.5	257	73	284.2
8–9	216	53	244.1	281	60	215.3	129	44	341.5	184	48	262.1
9–10	163	50	311.5	221	58	259.0	85	31	366.4	136	37	271.7
10–11	113	47	417.1	163	55	337.7	54	23	426.8	99	32	320.4
11–12	66	36	543.5	108	48	443.9	31	16	514.8	67	27	404.6
12–13	30	20	668.2	60	34	561.9	15	9	616.1	40	20	511.7
13–14	10	8	774.4	26	17	674.4	6	4	715.8	20	13	624.9
14–15	2	2	856.3	9	7	770.3	2	2	803.0	7	5	729.4
15–16	—	—	—	2	2	846.1	—	—	—	2	2	816.3
16–17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17–18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18–19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19–20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20–21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

nut case bearer « Acrobasis caryae ».

SECOND GENERATION, 1923						THIRD GENERATION, 1923					
♂♂			♀♀			♂♂			♀♀		
l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$
1000	1	1.3	1000	1	1.2	1000	1	0.8	1000	1	0.8
999	10	10.1	999	9	9.0	999	5	5.2	999	5	4.7
989	51	51.1	990	44	43.8	994	23	22.9	994	18	19.0
938	145	155.0	946	124	131.8	971	69	70.8	976	53	53.4
793	223	281.2	822	202	245.1	902	137	152 0	923	98	106.3
570	194	340.9	620	191	303.8	765	177	232.1	825	128	155.4
376	121	321.7	429	130	302.9	588	160	272.4	697	125	178.7
255	67	260.3	299	77	256.9	428	116	269.8	572	100	175.1
188	35	190.5	222	45	203.0	312	76	243.3	472	75	158.4
153	21	134.7	177	29	163.4	236	50	212.5	397	57	144.2
132	14	106.7	148	22	151.1	186	36	191.2	340	49	144.6
118	13	113.3	126	22	172.4	150	28	187.9	291	49	167.3
105	17	156.1	104	24	227.9	122	25	207.0	242	52	216.3
88	20	232.2	80	25	313.5	97	24	249.4	190	56	292.1
68	23	334.6	55	23	419.9	73	23	312.9	134	52	389.6
45	20	451.9	32	17	534.2	50	20	392.8	82	41	498.3
25	14	570.5	15	10	643.6	30	14	482.0	41	25	604.7
11	8	678.8	5	4	739.4	16	9	572.7	16	11	699.6
3	2	770.0	1	1	817.6	7	5	658.8	5	4	779.2
1	1	842.3	—	—	—	2	1	736.0	1	1	843.3
—	—	—	—	—	—	1	1	802.1	—	—	—

TABLE 4. — Life tables for the pecan nut case bearer « Acrobasis caryae »,

Percentage deviations from mean duration of life x	SPRING BROOD, 1922-23						FIRST GENERATION, 1922-23					
	♂♂			♀♀			♂♂			♀♀		
	l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$	l_x	d_x	$1000\,q_x$
− 100	1000	11	10.8	1000	11	11.1	1000	2	1.9	1000	2	2.2
− 80	989	60	60.4	989	61	61.5	998	19	18.8	998	24	23.6
− 60	929	159	171.7	928	157	169.1	979	96	98.0	974	116	119.1
− 40	770	209	271.2	771	200	258.9	883	229	259.2	858	243	282.8
− 20	561	164	292.1	571	157	275.5	654	251	384.8	615	230	374.8
0	397	105	264.7	414	106	256.2	403	165	409.8	385	140	364.2
+ 20	292	72	245.2	308	80	258.4	238	92	385.5	245	79	320.5
+ 40	220	59	271.5	228	72	317.3	146	54	368.4	166	50	303.5
+ 60	161	58	357.0	156	68	437.4	92	36	389.3	116	40	343.1
+ 80	103	50	489.9	88	52	592.3	56	25	455.4	76	33	440.6
+ 100	53	34	638.5	36	27	739.0	31	17	555.4	43	25	573.4
+ 120	19	15	769 0	9	8	849.9	14	9	668.3	18	13	708.6
+ 140	4	3	865.7	1	1	922.6	5	4	773.4	5	4	820.8
+ 160	1	1	929.1	—	—	—	1	1	858.3	1	1	900 6
+ 180	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+ 200	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

expressed in terms of percentage deviations from mean.

SECOND GENERATION, 1923						THIRD GENERATION, 1923					
♂♂			♀♀			♂♂			♀♀		
l_x	d_x	$1000q_x$	l_x	d_x	$1000q$	l_x	d_x	$1000q_x$	l_x	d_x	$1000q_x$
1000	2	2.4	1000	2	2.5	1000	2	2.3	1000	4	3.5
998	28	27.8	998	28	28.0	998	26	25.4	996	40	40.7
970	142	145.9	970	138	142.4	972	124	128.0	956	157	164.7
828	277	334.6	832	265	318.6	848	250	295 2	799	222	277.4
551	226	410.8	567	220	387.8	598	226	377.0	577	159	276.4
325	116	357.6	347	118	340.0	372	131	351.7	418	100	238.6
209	54	255.3	229	59	256.0	241	71	294.1	318	85	266.8
155	26	167.2	170	34	200.3	170	45	266.2	233	94	404.6
129	17	132.4	136	28	208.0	125	37	299.1	139	86	615.8
112	19	167.6	108	31	288.3	88	35	396.2	53	43	804.8
93	25	270.0	77	33	426.2	53	28	535.4	10	9	918.3
68	28	419.7	44	26	588 0	25	17	681.2	1	1	971.6
40	24	584.4	18	13	735.6	8	6	803.7	—	—	—
16	12	730.6	5	4	846.9	2	2	891.1	—	—	—
4	3	840.7	1	1	919 9	—	—	—	—	—	—
1	1	913.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—

There is reason to believe that the special factor producing the peculiarities of the death rate curves in the *Acrobasis* life tables is connected with the sexual life of the moths. An analysis of the life history of the adult moths will indicate the grounds for this opinion. It is evident from the data already given that the entire life of the imago in this form is a brief one. After emerging from the pupa case the moths spend but little time in hardening before they begin the processes of reproduction and oviposition. This goes on for a few days and then stops. After it has stopped the moths live only a short time and then die. The whole picture is of a life primarily devoted to reproduction, with very little marginal living as adults after this process has been completed, or before it begins.

We have calculated from data given in Bilsing's Tables 6, 16, 17, 26 and 35, the following mean duration from *emergence to first oviposition*.

GROUP.	DAYS.
Spring brood, 1922	3.58
Spring brood, 1923	3.39
Spring brood, 1922+1923	3.51
First generation, 1922	4.48
First generation, 1923	3.56
First generation, 1922+1923	4.05
Second generation, 1923	3.98
Third generation, 1923	6.35

From an examination of Table 3 it is apparent that the sharp rise of the q_x curve occurs in each case at almost exactly the time when oviposition is beginning, on the average.—Especially is it to be noted that in the case of the third generation moths, where the beginning of oviposition is delayed as compared with the other generations, there is a corresponding lag in the rapid rise of mortality. It seems evident, so far as the female is concerned, that the beginning of oviposition is accompanied by a heavy mortality.

The following means have been computed from the same tables cited above, and show the average number of days from *emergence to the last oviposition*. To these means given in the first column are added a second column, which gives the *differences* between the mean ages at first and at last oviposition These differences thus give the average duration of ovipository activities in the different groups.

GROUP.	DAYS.	Difference between mean first and last oviposition = mean duration of oviposition.
Spring brood, 1922	4.82	1.24
Spring brood, 1923	6.07	2.68
Spring brood, 1922+1923	5.25	1.74
First generation, 1922	5.36	0.88
First generation. 1923	5.24	1.68
First generation. 1922+1923	5.31	1.26
Second generation, 1923	5.46	1.48
Third generation, 1923	8.36	2.01

While there is great variation among individual moths in respect of duration of the ovipository phase of the life cycle it is evident that, on the average, this portion of life is a brief one, lasting only from one to less than three days. But again inspection of Table 2 shows that it is in this period that the heaviest mortality is concentrated. And since the mortality of the males parallels closely that of the females we seem compelled to conclude that sexual (reproductive) activity in these moths has *per se* a deleterious effect on vitality, shown in increased mortality while it is going on. Why this should be so does not appear, but the fact is evident.

There is great individual variation in the amount of egg-laying by the different females in the ovipository period. It is, however, of interest to examine the figures for *mean fecundity,* as follows :

GROUP.	Mean number of eggs laid per female.	Mean number of eggs laid per day of mean time spent in ovulation.
Spring brood, 1922	17.31	13.9
Spring brood, 1923	27.39	10.2
Spring brood, 1922+1923 ...	20.94	12.0
First generation, 1922	15.58	17.7
First generation, 1923	23.56	14.0
First generation, 1922+1923.	19.29	15.3
Second generation, 1923 ...	37.38	25.3
Third generation, 1923... ...	28.00	13.9

There is an evident general correlation between mean number of eggs laid in total, and mean duration of the ovipository period, but no clear or convincing evidence of any marked correlation, either positive or negative, between mean total number of eggs laid and mean total duration of life. The mean intensity of ovulation per unit of time, as given in the last column of the table, increases as we pass from spring brood (1922+1923) through the first (1922+1923) and second generations, but drops again with the third generation.

We turn now to the last phase of the imaginal life cycle, the post-reproductive. The *mean durations of life of female moths after the last oviposition,* are as follows :

GROUP.	DAYS.
Spring brood, 1922	1.64
Spring brood, 1923	1.43
Spring brood, 1922+1923	1.57
First generation, 1922	1.16
First generation, 1923	0.97
First generation, 1922+1923	1.08
Second generation, 1923	1.62
Third generation, 1923	2.47

The brevity of the post-reproductive portion of the life cycle, on the average, is apparent from these figures, which do not appear to be sensibly correlated with

either mean number of eggs laid, or mean duration of the ovipository period, or mean duration of life up to the end of reproduction.

With the data now in hand we are in position to make an interesting comparison, the details of which are set forth in Table 5. The human female has at least one thing biologically in common with the female pecan nut case bearer, namely her life cycle can be divided into three periods that are in some sense physiologically comparable to those of the female *Acrobasis*. These are :

	HUMAN FEMALE.	*ACROBASIS* FEMALE.
Pre-reproductive.	Birth to menarche.	Emergence to first oviposition.
Reproductive.	Menarche to menopause.	First to last oviposition.
Post-reproductive.	Menopause to death.	Last oviposition to death.

Table 5 gives the proportionate parts that each of these occupy in the total duration of life. These results are expressed as percentages of the mean total duration of life. In the case of *Acrobasis* females the data for the various periods of life include only those moths that oviposited at least one egg, and therefore do not include all those involved in the computations of Tables 1 to 4 of the present paper. The mean total durations of life for the computation of Table 5 have therefore been derived by adding mean duration from emergence to last oviposition to mean duration from last oviposition to death. To get a fairly comparable figure for human females we have taken from the life table $\mathring{e}_x + x$ for $x = 13.533$ (cf *infra* for mean age at menarche used), since this will include only women who have lived up to the menarche on the average. In the case of human females this $\mathring{e}_x + x$ figure is taken from Glover's (cf. foot-note 2 on p. 175) Table 11 for White Females in the Original Registration States, 1901 to 1910. The figure used for the mean age at the human menarche, 13.533 yrs., is taken from the recent careful and thorough study of Engle and Shelesnyak (1). It is difficult to get an accurate and precise figure for the average age at the last menstruation (menopause) for American women. But the consensus of opinion appears to be that this mean probably falls somewhere between 45 and 50 years of age. For the purpose of the rough comparison here made we shall probably make no serious error if we take 47 years as an average for computation, and accordingly we have done so (2). As will presently be seen the differences between the two forms compared in the period distribution of their lives are so great as not to make minute niceties of calculation of any great import

(1) ENGLE, E. T. and M. C. SHELESNYAK, First menstruation and subsequent mentrual cycles of pubertal girls. (HUMAN BIOLOGY, vol. 6, pp. 431-453, 1934.)

(2) The difficulty, of course, arises primarily from the fact that the menopause is a period of physiological change without any definite or precise end-point, in many cases at least. Max Berliner, in his article on Rückbildungsalter in *Die Biologie der Person* (Bd. 2, pp. 281-333, 1931) reports (p. 329) that in 100 women over 60 years of age the menopause fell between the ages of 38 and 58, « meist in das 46. bis 52. Lebensjahr ». Cases under 42 years of age were definitely pathological.

TABLE 5. — Percentage total duration of life spent, on the average, in each of three broad periods, in the case of (a) « Acrobasis » females (imagoes only) and (b) human females.

LIFE PERIOD	*ACROBASIS*				*HOMO*
	Spring Brood 1922 + 1923	First Generation 1922 + 1923	Second Generation 1923	Third Generation 1923	
Pre-reproductive . . .	51	63	56	59	21
Reproductive	26	20	21	19	53
Post-reproductive . . .	23	17	23	23	26

From Table 5 the following points may be noted :

1. While, as has been intimated above, we are prone to think of the imaginal life of a moth like *Acrobasis* as of the ephemerid type in which death follows quickly upon the completion of reproductive activity, it appears when the matter is analysed that the *Acrobasis* female spends, on the average, almost as large a fraction of her whole life as imago *after* she has finished producing eggs as the human female does after she has stopped ovulating. Indeed, considering the approximate character of the assumptions that have been made in the computations, we shall probably not be far wrong if we say quite as large a fraction.

2. But the human female spends something more than twice as large a fraction of her life, on the average, ovulating as does the female *Acrobasis* imago. This might conceivably be looked upon as a choice morsel for the teleologists to digest, inasmuch as they tend to regard the only « purpose » of the moth's life to be reproductive.

The matter may be looked at from another angle. We are apt to think of man as a species in which an unduly large proportion of the life cycle is spent in the pre-reproductive phase (infancy and childhood) as compared with other animals. But even considering the imaginal life *only*, and leaving out of account the larval and pupal stages, *Acrobasis* females, on the average, have proportionally more than twice as long a pre-reproductive phase as does the human female. Biologically the fairness of comparing the total life of a human being after birth with the imaginal life of a lepidopteran may be questioned. But we are disposed to think that the comparison is not wholly without justice. The larval and pupal stages of the moth would seem to be more fairly comparable to the foetal life stage of the human than to any part of the post-foetal life. Of

course if we were to compare the stages of the *total life cycle* in both forms (including larval, pupal, and foetal stages respectively) the result would be to show that the whole of the pre-reproductive period is enormously greater proportionately in the moth than it is in man. On this basis man would seem to be, as compared with many insects, a relatively very rapidly developing and growing form, reaching both reproductive capacity and adulthood much sooner proportionately than these insects.

SUMMARY

In this paper are given for the first time complete life tables for a lepidopteran insect, *Acrobasis caryae* Grote, the pecan nut case bearer. The distribution in time of the individual mortality of the imagoes of this species is shown to fall in type in the Group B or Intermediate category of life tables, but with certain peculiarities of its own, shown to be probably connected with sexual activity, particularly oviposition. The proportionate distribution of the imaginal life of the female moths into pre-reproductive, reproductive, and post-reproductive phases is compared with the equivalent divisions of the life of the human female, showing that the post-reproductive phase is substantially equal proportionately in the two forms, while the *Acrobasis* female spends somewhat more than double the amount of time proportionately in the pre-reproductive phase than does the human female

PORCELLIO FLAVOCINCTUS B. L. E *PORCELLIO PELSENEERI* N. SP. *(CROSTACEI ISOPODI TERRESTRI)*

DI

ALCESTE ARCANGELI (Torino).

Nel 1932 (Bibl. 1, p. 226) io riferii alla specie *Porcellio flavocinctus* B. L. alcuni esemplari raccolti dal Prof. A. Ghigi ad Oued Tensift nel Marocco meridionale. Poichè tale specie era stata ritrovata, oltre che nel mezzogiorno della Penisola Iberica, anche ad El Araish nel Marocco (secondo Budde-Lund), il nuovo reperto non poteva meravigliare molto. Naturalmente io mi ero affidato alla diagnosi di Budde-Lund, il fondatore della specie, diagnosi troppo succincta e che si presta a comprendere specie diverse, per quanto affini.

Quando però io ebbi l'occasione di possedere esemplari raccolti in Spagna, i quali non potevano riferirsi altro che a *Porcellio flavocinctus*, dovetti riconoscere che quelli di Oued Tensift appartenevano ad una specie diversa e nuova che io chiamo *Porcellio (Porcellio) Pelseeneri* (1), della quale io presento quì descrizione e figure. Evidentemente per meglio caratterizzarla si impone che prima venga trattato *Porcellio flavocinctus*, riguardo al quale il lettore si troverebbe in condizioni di avere idee errate e confuse, specialmente a causa di una nota recente di Verhoeff.

Questo Autore (Bibl. 9, p. 113) ha creduto bene dovere dare una nuova diagnosi di *Porc. flavocinctus* e al tempo stesso di contrapporre alcuni caratteri di questa specie ad altri di *P. Wagneri* Br. e di *P. Hoffmannseggii* Br. allo scopo di fare risultare che « *flavocinctus steht weit von ihnen ab* », contrariamente alla idea che seguì Budde-Lund nel collocare nella sua monografia la prima specie in posizione intermedia alle altre due, che, invece sarebbero molte affini fra di loro.

La intenzione di Verhoeff però non ha avuto successo, perchè Egli si è fondato sopra una conoscenza errata delle specie in questione. Innanzi tutto vi

---

(1) Dedico la specie alla memoria del compianto Sig. PAUL PELSENEER, *Malacologo di fama mondiale.*

è da osservare che Egli nella sua nota non si è nemmeno curato di riferire la località in cui furono raccolti gli esemplari sopra i quali Egli fondò il suo studio per caratterizzare *P. flavocinctus*. Budde-Lund (Bibl. 2, p. 110) per questa specie indicò come patria la Spagna (Cordoba; Siviglia; Malaga; Carratraca; Casarabonela) e il Marocco (ad El Araish = Larache). Dollfus (Bibl. 4, p. 169) per la Spagna aggiunse le località di : Alcalà (Sevilla), Huelva, Madrid, Plasencia (Càceres). Giustamente Egli mise questa specie in immediata vicinanza delle altre sunnominate. Jackson di recente (Bibl. 5, p. 184, pl. III, figg. 44-54) cita *P. flavocinctus* per Algeciras e Ronda in Spagna, immediatemente dopo *P. hoffmannseggii*, dandoci delle figure che sono sufficienti per riconoscere la specie. Le due specie Egli assegnò allo stesso sottogenere *Rogopus* B. L.. Dollfus ed Jackson sono Autori sconosciuti per Verhoeff?

La descrizione che Budde-Lund dette di *P. flavocinctus* è troppo stringata, è vero, e può dare adito ad equivoco con altra specie, ma non quando certi caratteri presi in considerazione risultano troppo differenti. Ora come può asserire Verhoeff che i suoi esemplari appartengono alla specie dell'isopodologo danese? E vi debbono appartenere pure presentando caratteri diversi da quelli enunciati da Budde-Lund? Curioso modo di ragionare. Si noti quanto appresso.

Budde-Lund scrisse : « *Trunci annuli tres priores margine posteriore utringue distincte sinuato, angulis posticis rotundate subrectis, parum retroductis.* » Verhoeff dal suo canto : « *Hinterecken des 1-4 Tergits abgerundet, nicht nach hinten vorragend, der Hinterrand des 1. Tergits jeder seits mit Andeutung einer Einbuchtung, des 2. und 3. einfach quer streichend.* » Per il cephalon il primo Autore scrisse : « *Lobi laterales magni, rotundati, extrorsi; angulus internus subrectus; lobus medius parvus vel mediocris, late rotundato.* » Invece Verhoeff : « *Die Stirn bleibt in der ganze Breite niedrig, bildet also keinen Mittellappen, die mässig grossen Seitenlappen nur 2/3-3/4 so lang wie die Ocellenhaufen.* »

Io credo che basti quanto sopra per concludere che la specie che ha avuto sott'occhio Verhoeff non è il *Porc. flavocinctus* di Budde-Lund. Si può aggiungere che Verhoeff stesso ha ascritto la specie in parola al suo sottogenere (di *Porcellio*) *Mesoporcellio*, di cui il tipo sarebbe *Porc. laevis* Latr. D'altro canto Budde-Lund (Bibl. 3, p. 281) stabilì il sottogenere (di *Porcellio*) *Gymnoderma* di cui il tipo sarebbe lo stesso *Porc. laevis* (e quindi *Gymnoderma* corrisponderebbe a *Mesoporcellio*) ed un altro sottogenere, *Rogopus*, di cui il tipo sarebbe *Porc. Hoffmannseggii* Br. E. siccome lo stesso Autore nella sua Monografia ha messo accanto a questa ultima specie il suo *Porc. flavocinctus*, ne viene di conseguenza che anche questo doveva rientrare nello stesso sottegenere *Rogopus* [1]. Infatti Jackson (*op. cit.*) ha assegnato a questo ultimo sottogenere *Porc. flavocinctus*.

---

[1] Si noti che nella Monografia (1885) *Porc. Hoffmannseggii* e *Porc. flavocinctus* sono descritti sotto i numeri rispettivi 27 e 28, mentre *Porc. laevis* è descritto al numero 55.

E' da domandarsi allora a quale specie fra le conosciute possa appartenere la forma che Verhoeff ha erroneamente diagnosticato. Se si confrontano le particolarità che questo Autore ha creduto di rilevare con quelle che Budde-Lund ha assegnato alle diverse specie della Spagna, tenendo conto del fatto che ambedue gli Autori sono stati nella descrizione poco esatti, si deve concludere che si tratta di *Porc. ornatus* M. Edw. E'strano che Verhoeff non abbia preso in considerazione la descrizione che Budde-Lund ha dato di questa specie. In realtà questo ultimo Autore ha dimenticato di porre in rilievo il forte processo dentiforme che in *P. ornatus* si trova all'angolo distale esterno del 4° articolo dello scapo delle antenne e per queste appendici disse : « *articuli 2-3-4 apice dentati, dente superiore articuli tertii magno; flagelli articulus prior altero sesquiplice vel magis longior.* » Tutto ciò però è sufficiente, mentre per *P. ocellatus* Budde-Lund si limitò a dire : « *Flagelli antennarum articulus prior altero fere duplo longior* », il che implicitamente significa che la specie non presenta nelle antenne sviluppo speciale di denti da prendersi in considerazione.

Se Verhoeff per il suo presunto *P. flavocinctus* scrive : « *Nur das 1. und 2. Pereion-Tergit sind durch Höcker ausgezeichnet* », ciò non vuol dire che le cose stiano proprio così. E' più conforme al vero la dizione di Budde-Lund per *P. ornatus* « *caput et duo priores annuli trunci crassius granulata* ». Che poi negli esemplari di Verhoeff manchi del tutto il lobo mediano frontale nel cephalon io non ci credo. Sarà un « *lobus medius parvus, late rotundatus* », che potrà essere non come lobo considerato : è questione di apprezzamento personale. E' certo che è variabile molto per lo sviluppo e per la forma, tanto che in alcuni esemplari si presenta all'apice smussato od anche rintuzzato, cosi da giustificarne l'espressione di Budde-Lund « *interdum bifidus* ».

In questo Museo esiste un esemplare ♂ di *P. ornatus* (Cartagena) che fu determinato da Budde-Lund e che corrisponde proprio alla descrizione che Verhoeff ha dato di *P. flavocinctus*. Il quale fatto mi sembra decisivo.

Poichè il *Porcellio flavocinctus* di Verhoeff non corrisponde alla specie fondata da Budde-Lund, risulta che questo Autore non errò nel ritenere che la sua specie fosse affine a *P. Wagneri* e *P. Hoffmannseggii*.

Viene ora in campo la questione se *P. ornatus* debba ascriversi al sottogenere *Mesoporcellio* e, quello che più conta, se *Mesoporcellio* possa realmente considerarsi come un sottogenere bene definibile come altri sottogeneri di *Porcellio*.

Fu nel 1907 (Bibl. 6, pp. 246-247) che Verhoeff fra diversi sottogeneri di *Porcellio* credette di poter distinguere come nuovo sottogenere un *Mesoporcellio*, del quale instituì due sezioni : 1. *Mesoporcellio* s. str. 2. *Proporcellio*. In seguito (e ciò dimostra che l'Autore non riusciva a bene differenziare *Mesoporcellio* dall' altro suo sottogenere *Euporcellio*) nel 1917 (Bibl. 7, p. 214) distaccò *Proporcellio* come sottogenere a sè, comprendendovi due sezioni : 1. *Proporcellio* 2. *Paraporcellio*, e *Mesoporcellio* Egli passò al grado di sezione, insieme con l'altro *Euporcellio* s. str. nel sottogenere *Euporcellio*. Finalemente nel 1928

(Bibl. 8, pp. 149-150) ha distaccato l'uno dall'altro come sottogeneri, *Euporcellio* e *Mesoporcellio*. Vediamo ora come sono stati caratterizzati dall'Autore.

« EUPORCELLIO : *Hinterrand des 1. bis 3. Pereiontergit jederseits mehr oder weniger kräftig ausgebuchtet, so dass der hinterste Abschnitt der Epimeren als dreieckiger Zipfel nach hinten herausragt. Wenn aber diese Hinterränder nur schwach ausgebuchtet sind, so befindet sich am 2-7. Tergit die Drüsenporenfelder so weit vorn, dass sie entweder unter den Hinterrecken der vorhergehenden Tergite liegen oder ihnen wenigstens genähert sind* (dr. Fig. 55). » E (si noti bene) aggiunge : « *Von Arten, welche hierhir gehören und mehr oder weniger schwache Ausbuchtungen des 1-3. Tergit besitzen, seien gennant* : MONTICOLUS Lereb., ACHILLEIONENSIS Verh., LONGICORNIS Stein, GALLICUS Dollf., DISPAR Verh. und CRIBRIFER n. sp. » (1).

Dunque lo stesso Autore riconobbe che lo sviluppo più o meno accentuato di una insenatura nel margine posteriore degli epimeri dei pereioniti non poteva costituire un carattere ben deciso.

« MESOPORCELLIO : *Hinterrand des 1. bis 3. Pereiontergit jederseits stets völlig ohne Ausbuchtung oder höchstens mit einer sehr schwachen Andeutung einer solchen. Am 2-7 Tergit liegen die Drüsenporenfelder stets in der Mitte oder noch hinter der Mitte des Epimeren-Seitenrandes* (Fig. 54) *und zwar vollkommen frei, also weit entfernt von den Hinterecken der vorhergehenden Tergite.* » Ed aggiunge : « *An hierhin gehörigen Arten seien gennant :* LAEVIS B. L., RAGUSAE Dollf., IMBUTUS B. L., SABULETI B. L., ALBOLIMBATUS Verh. und ALBICORNIS Dollf. »

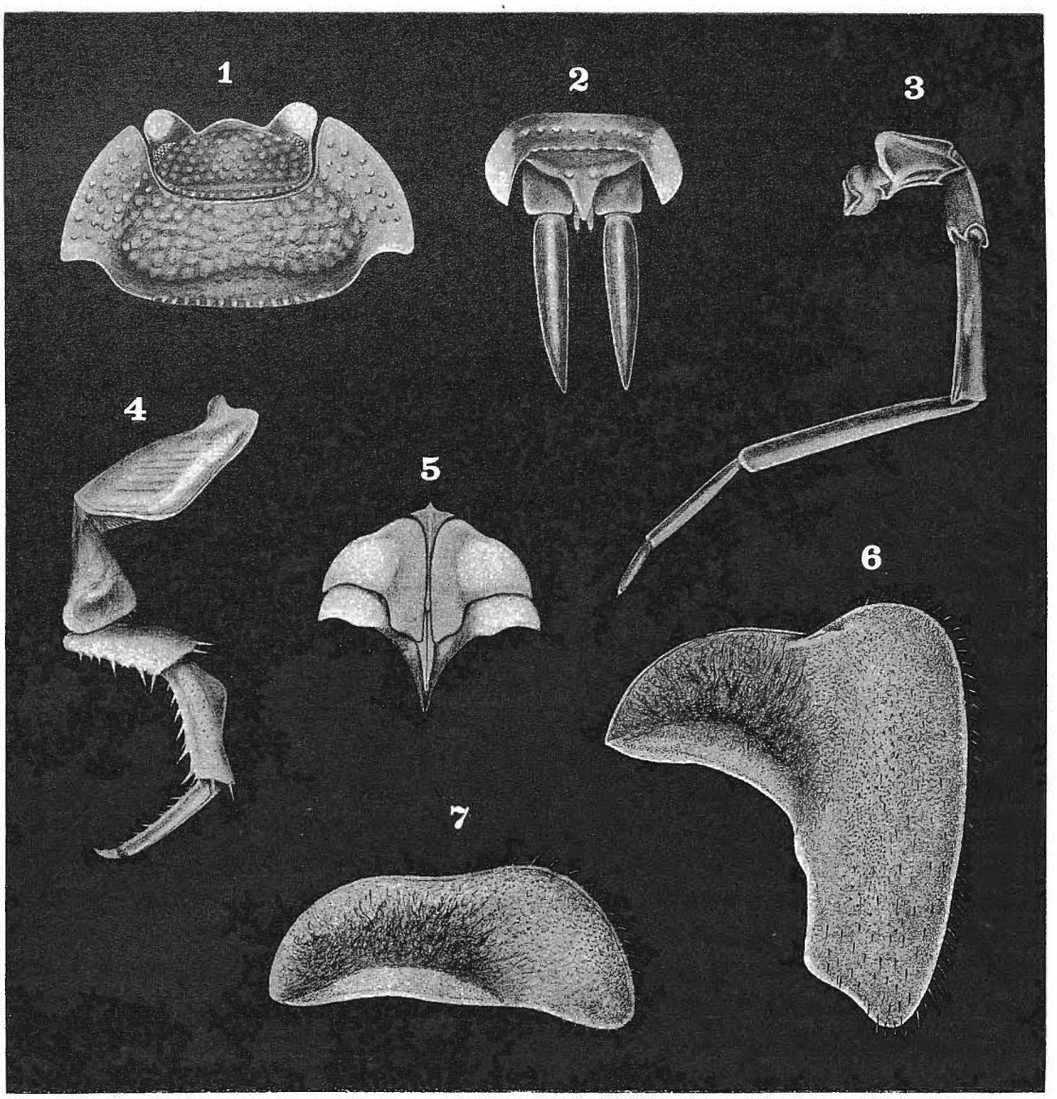
Ora io osservo che la *mancanza completa* della insenatura di cui sopra non si osserva mai in alcuna delle specie note che siano da riferirsi od a *Euporcellio* o a *Mesoporcellio*. Sono constatabili tutte le gradazioni di sviluppo della stessa insenatura, cosicchè è impossibile potere segnare in base a tale carattere i limiti fra *Euporcellio* e *Mesoporcellio*. Verhoeff potrebbe rispondere che per decidere si può ricorrere all'altro carattere della posizione delle aree dei pori ghiandolari sugli epimeri dei pereioniti. Peggio che mai! Egli ha assegnato la specie che ha interpretato per *Porc. flavocinctus* (e che invece è *P. ornatus*) a *Mesoporcellio* e le ha contrapposto *P. Wagneri* e *P. Hoffmannseggii* che ha assegnato al sottogenere *Porcellio* (2) (quello che Egli prima chiamava *Euporcellio*). Per queste due ultime specie Egli dice « *Hinterrand des 1-3 Tergits jederseits kräftig eingebuchtet* ». E va bene. Ma Egli tace che, pure avendo la insenatura bene sviluppata in tale margine, le stesse specie presentano le aree dei pori ghiandolari sugli epimeri dei pereioniti proprio nelle stessa posizione di *Porcellio laevis*, *P. albolimbatus* (=*P. carthaginensis*=*P. Olivieri*), *P. ornatus* e, io aggiungerò, *P. flavocinctus*, *P. ocellatus* B. L.

---

(1) La specie di Lereboullet è *monticola* e non *monticolus*.

(2) Sembra (ma l'Autore non lo dice) che Verhoeff finalmente si sia deciso a sostituire il nome di *Euporcellio* con *Porcellio* s. str. ed era l'ora, perchè io già feci notare che nel genere *Porcellio* doveva figurare un sottogenere *Porcellio*.

Concludendo dirò che nè la posizione delle aree dei pori ghiandolari, nè il maggiore o minore sviluppo della insenatura al margine posteriore degli epimeri dei tre primi pereioniti, può fornirci un carattere per contraddistinguere il sotto-



Porcellio flavocinctus B. L.

1. — Cephalon (senza le antenne esterne) e 1° pereionite, visti dal dorso. × 6.
2. — 5° pleonite, pleotelson ed uropodi, visti dal dorso. × 6.
3. — Antenna esterna destra, vista dal dorso. × 9.
4. — 7° pereiopode sinistro del ♂, visto dal lato rostrale. × 9.
5. — Le prime due paia di pleopodi del ♂, viste dal ventre. × 7,2.
6. — Exopodite del 1° pleopode destro del ♂, visto dal lato rostrale. × 24.
7. — Exopodite del 1° pleopode destro della ♀, visto dal rato orstrale. × 27.

genere *Mesoporcellio* di Verhoeff. Dei sottogeneri che questo Autore distingue nel genere *Porcellio* questo *Mesoporcellio* risulta il meno definibile, anche perchè per definirlo Egli ha preso in considerazione caratteri che non sono della stessa importanza tassonomica di quelli analizzati negli altri sottogeneri.

Il sottogenere *Porcellio* risulta molto ricco in specie : fra queste noi possiamo rinvenire forme che per la loro maggiore reciproca affinità rappresentano dei gruppi la cui delimitazione netta però sfugge al nostro apprezzamento : è il fatto che si verifica anche nelle numerose specie del sottogenere *Armadillidium* del genere *Armadillidium*. Forse noi potremo distinguere dei sottogeneri fondandoci sopra caratteri non ancora presi in considerazione, ma io non sono di questa opinione.

Il *Porcellio flavocinctus* B. L. (da ascriversi dunque a *Porcellio* s. str.) è una forma assai variabile. Certo non meno variabile di tante altre specie ed anche di quella alla quale Lucas dette il nome di *Porc. variabilis*. Incidentalmente dirò che forse non esiste una specie cosi variabile come *Porcellio Olivieri* (Aud. et Sav.) e ciò giustifica il fatto della creazione di tante specie, le quali non rappresentano altro che biotipi locali.

Ad ogni modo *P. flavocinctus* si può sempre riconoscere in base ai seguenti caratteri (1). Il corpo è assai convesso, senza attesatura degli epimeri pereionali : fa eccezione il 1° pereionite che ha il margine epimerale attesato specialmente nella parte anteriore in modo da risultare un poco rialzato l'angolo anteriore. Dorsalmente presenta grossolani rilievi poco accentuati, variabili molto per forma e grandezza, i quali come granulazioni vere appariscono nel cephalon, mentre nei pereioniti anteriori appariscono come tubercoli appiattiti assumenti l'aspetto di granulazioni sugli epimeri e sul margine posteriore dei tergiti, dove si rendono più evidenti in quelli posteriori e nei tergiti pleonali, nei quali ultimi comparisce a circa metà lunghezza del segmento un'altra fila trasversale di granulazioni.

Il cephalon è incassato nel seno anteriore del 1° pereionite, del quale gli angoli epimerali anteriori sorpassano all'avanti gli occhi. I lobi frontali laterali sono piuttosto grandi, subtrapezoidali, con angoli distali arrotondati e margine esterno quasi diritto. Essi a mezzo di angolo leggermente ottuso si collegano con un lobo mediano piccolo, ma distinto, largamente arrotondato e con una certa tendenza al triangolare. Forte è il solco anteriore al margine posteriore del tergite. Sul prosepistoma un tubercolo conico piccolo, con apice diretto in avanti. Occhi grandi, composti ciascuno di circa 30 ommatidî. Antenne esterne lunghe oltre la metà del corpo, con articoli dello scapo fortemente solcati e carenati : i 2 a 4 sono forniti di dente distale esterno acuto, che naturalmente è al meno sviluppato

(1) Le particolarità riferite, che a qualche ipercritico possono sembrare inutili, a parte il fatto che agevolano il riconoscimento della specie, servono per dare una idea delle affinità delle singole specie.

nel 4°, ma sempre distinto. Il flagello è molto più corto del 5° articolo ed ha il 1° articolo lungo il doppio del 2°.

I primi tre pereioniti hanno nel margine posteriore degli epimeri una insenatura bene marcata che fa sporgere all'indietro l'angolo posteriore acuto arrotondato dell'epimere relativo. Pure scomparendo nei pereioniti successivi tale insenatura con il raddrizzarsi del margine posteriore, inclinandosi questo all'indietro fa aumentare progressivamente l'acutezza dell'angolo posteriore.

Le aree dei pori ghiandolari negli epimeri dei pereioniti 2 a 7 sono assai distinte, circolari, distanziate dal margine laterale dell'epimere relativo e a circa metà lunghezza di questo ultimo. I processi articolari dei pereioniti 2 a 4 sono piuttosto piccoli, conici, diretti trasversalmente.

Epimeri dei pleoniti 3-5 grandi, falcati : quelli del 5° arrivano appena al margine posteriore del protopodite degli uropodi nel ♂; nella ♀ invece lo sorpassano all'indietro, ma non sempre.

Pleotelson assai più largo che lungo, fortemente insinuato ai lati in modo da presentare una punta acuta il cui apice all'indietro sorpassa di poco il margine posteriore del protopodite degli uropodi. Esso mostra una forte incavatura longitudinale mediana, la quale non arriva alla base ed è fiancheggiata nella parte più larga da uno o due tubercoli non bene individualizzati.

Uropodi con protopodite rettangolare, a margine posteriore trasversale e assai concavo, angolo distale esterno arrotondato e sporgente. Gli endopoditi sorpassano assai all'indietro l'apice del pleotelson, non arrivando però nemmeno al 1° quarto della lunghezza dell'exopodite. L'exopodite nel ♂ adulto è lungo più di 4 volte il protopodite : nella ♀ circa il doppio.

I pereiopodi 1 a 3 nel ♂ con forti spazzole di aculeo-setole nella parte mediale del carpopodite e del meropodite : quelli del 7° paio nel ♂ stesso hanno l'ischiopodite con forte incavatura nella parte distale rostrale e il carpopodite con una forte gibbosità nel terzo prossimale del margine esterno. Exopodite dei pleopodi del 1° paio nel ♂ con parte mediale a margine diritto e prolungato all'indietro in lobo obliquamente smussato all'apice. Del resto sia per il ♂ sia per la ♀ vedi figure.

La colorazione del ♂ dorsalmente è un bruno uniforme, quasi nerastro, con gli epimeri biancastri: biancastre pure sono la parte distale dei lobi frontali laterali e talora anche la parte distale del pleotelson. Le ♀ sono anche più chiare e presentano spesso macchie biancastre anche sui tergiti. Le parti ventrali sono biancastre in ambo i sessi, ad eccezione degli exopoditi dei pleopodi delle paia 3 a 5 che sono brunastri.

Per le dimensioni Budde-Lund dà : Long. 18-25 mm.; Lat. 7,5-10 mm.; Alt. 3,5-4 mm. Nei miei esemplari la massima lunghezza era di 18 mm. Essi furono raccolti a : Sevilla (1-I-1923; 1 ♂-1 ♀); Benajoan, ferrovia Sevilla-Algeciras (5-I-1923; 1 ♂-1 ♀); Zaragoza (23-XII-1923; 1 ♀); Cordoba (29-XII-1923; 2 ♂).

Il reperto unico, citato da Budde-Lund per il Marocco e non più confermato in seguito, mi fa dubitare sulla esistenza della specie nel Marocco stesso, in quanto si tratta di una forma appartenente ad un gruppo di specie facilmente confondibili fra di loro, specialmente se rappresentate da esemplari non adulti.

PORCELLIO (PORCELLIO) PELSENEERI ARC.

Sin. *Porcellio* (*Euporcellio*) *flavocinctus* Arcangeli. (*Boll. di Zool.* Anno III, N. 5, 1932, p. 226.)

Corpo assai convesso, ma distintamente più nel ♂, con epimeri pereionali cadenti obliquamente : quelli del 1° pereionite leggermente attesati anteriormente (specialmente nella ♀) e così pure quelli del pleon. Dorsalmente presenta granulazioni ottuse assai distinte nella parte anteriore, specialmente sul cephalon, le quali si estendono, riducendosi, sugli epimeri. Ma è specialmente passando alla parte posteriore del corpo che tali granulazioni vanno dileguandosi, spiccando però di più quelle allineate sul margine posteriore dei tergiti pleonali, mentre quelle dello stesso margine dei pereioniti si intravedono appena.

Il cephalon è incassato nel seno anteriore del 1° pereionite fino a metà degli occhi. I lobi frontali laterali sono piuttosto grandi, subtrapezoidali, arrotondati, con angolo distale esterno più largamente arrotondato dell'interno, margine esterno diritto : meno divergenti fra di loro che nella specie precedente. Il lobo frontale mediano è piccolo, ma distinto, a larga convessità, ma un poco tendente al triangolare : si congiunge con quelli laterali a mezzo di angolo retto. Solco anteriore al margine posteriore del tergum discretamente marcato. Prosepistoma con piccolo dente nel mezzo, il quale sorge all'innanzi da una piccola carena (1).

Occhi grandi, composti ciascuno di 30 ommatidî in media. La antenne esterne stirate all'indietro sorpassano appena il margine posteriore del 3° pereionite : hanno articoli 2 a 5 dello scapo solcati e carenati, articoli 2 a 4 con dente distale esterno piccolo, nel 4° più sporgente all'infuori : flagello molto più corto del 5° articolo dello scapo, con 1° articolo lungo 1 volta e ¼ il secondo.

La concavità del margine posteriore dell'epimere, discretamente accentuata nel 1° pereionite, diminuisce fino al 3°, diminuendo corrispondentemente la lunghezza del piccolo lobo epimerale che sporge all'indietro. Nel 4° pereionite il margine suddetto è trasversale, eccetto un piccolo angolo posteriore sporgente. Dal 5° pereionite in poi il margine posteriore dell'epimere piegando all'indietro determina un angolo posteriore nettamente acuto.

Le aree dei pori ghiandolari sugli epimeri dei pereioniti 2 a 7 sono poco distinte, piuttosto ovali, presso il margine laterale del relativo epimere, a circa metà lnghezza dello stesso, fuorchè nel 2° pereionite dove sono spostate più in avanti.

---

(1) Come si vede il cephalon somiglia molto a quello della specie precedente.

Processi articolari dei pereioniti 2 a 4 piccoli, conici, diretti trasversalmente. Epimeri dei pleoniti 3 a 5 molto piegati all'indietro, così che quelli del 5° sono poco divergenti fra di loro : questi ultimi non arrivano al margine posteriore del prodopodite degli uropodi, specialmente nel ♂.

Pleotelson di non molto più largo che lungo, con punta subacuta la quale supera di molto il margine posteriore del protopodite degli uropodi ed è bene individualizzata dalla parte basale per mezzo dell'angolo attuso che fa il margine laterale al limite delle due parti : presenta dorsalmente una profonda e larga incavatura che non arriva al limite prossimale ed è fiancheggiata nella parte basale da due rilievi longitudinali spesso forniti di granulazioni. Protopodite degli uropodi più lungo che largo, ampiamente spaccato lateralmente, con margine posteriore molto concavo, margine lateral distintamente convesso che si unisce con il margine precedente a formare una sporgenza acuta arrotondata. L'endopodite raggiunge appena l'apice del pleotelson e dorsalmente apparisce ricoperto da questo. L'exopodite lanceolato, molto depresso, lungo una volta e mezzo il protopodite nel ♂, meno nella ♀.

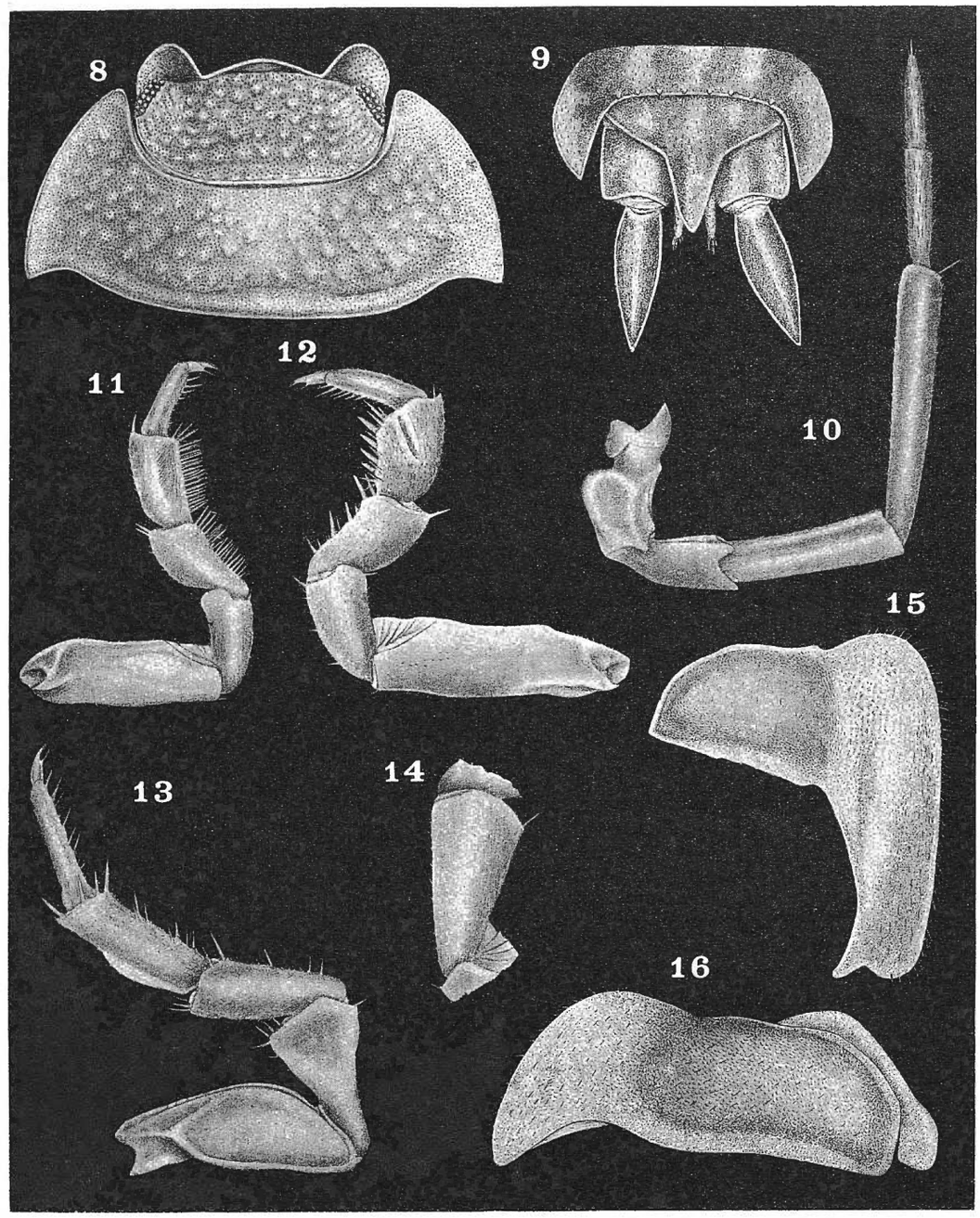
I pereiopodi 1 a 3 nel ♂ hanno forti spazzole di aculeosetole nella parte mediale del carpopodite e del meropodite. Quelli del 1° paio nella ♀ si distinguono oltre che per la mancanza di spazzole, per la maggiore robustezza specialmente del carpopodite che presenta sul margine mediale aculeosetole grosse e rigide (vedi Fig. 12).

I pereiopodi del 7° paio nel ♂ presentano l'ischiopodite con forte incavatura nella superficie rostrale della parte distale, la quale all'esterno sporge ad angolo retto : il carpopodite fornito sul margine esterno di un rilievo basso e largamente convesso che occupa i 3/5 prossimali dell'articolo.

L'exopodite del primo paio di pleopodi nel ♂ presenta la parte mediale fortemente prolungata all'indietro in un lobo subrettangolare, che all'estremo distale esterno presenta una sporgenza in forma di dente triangolare separato a mezzo di una forte incavatura dall'estremo distale interno che è arrotondato. L'exopodite dello stesso paio nella ♀ ha il distretto tracheale che occupa più di 2 terzi della larghezza dell'articolo, di cui la parte mediale si prolunga assai all'indietro in lobo acuto.

Il colore dorsalmente è un grigio marrone screziato di bianco giallastro, con parte distale degli epimeri giallastra ed una striscia longitudinale giallastra sfumata alla base di quelli pereionali. Vi è la tendenza della macchie giallognole nel pereion a formare una striscia longitudinale mediana. Nel pleon, oltre gli epimeri giallognoli si hanno tre fascie longitudinali giallastre. Uropodi, base delle antenne esterne e parte distale dei lobi frontali laterali rischiarate. Le parti ventrali sono giallognole, leggermente brunastri gli exopoditi dei pleopodi 3 a 5 nei due sessi.

Lungh. 17,5 mm., Largh. 7,5 mm. (al 6° pereionite). Queste dimensioni si



Porcellio Pelseneeri ARC.

8. — Cephalon (senza le antenne esterne) e 1° pereionite, visti dal dorso. × 15.
9. — 5° pleonite, pleotelson ed uropodi, visti dal dorso. × 16,5.
10. — Antenna esterna sinistra (♂), vista dal dorso. × 10.
11. — 1° pereiopode sinistro del ♂, visto dal lato rostrale. × 15.
12. — 1° pereiopode destro della ♀, visto dal lato rostrale. × 15.
13. — 7° pereiopode sinistro del ♂, visto dal lato rostrale. × 15.
14. — Ischiopodite del 7° pereiopode destro della ♀, visto dal lato rostrale. × 15.
15. — Exopodite del 1° pleopode destro del ♂, visto dal lato rostrale. × 22,5.
16. — Exopodite del 1° pleopode sinistro della ♀, visto dal lato rostrale. × 22,5.

riferiscono all'esemplare più grande che era una ♀, perchè il ♂ più grande era lungo 16 mm. Io credo che in maschi di maggiori dimensioni gli exopoditi degli uropodi risultino relativemente più lunghi, come nelle altre specie del gruppo cui appartiene la presente.

Porcellio Pelseeneri indubbiamente è molto affine alla specie precedente, e tutte e due presentano grande affinità con altre specie constituite tutte da forme di grandi dimensioni, in modo che si può costituire il seguente gruppo *Hoffmannseggii* : *P. Hoffmannseggii* Br.; *P. flavocinctus* B. L.; *P. Pelseeneri* Arc.; *P. Wagneri* Br.; *P. ocellatus* B. L.; *P. Bovaei* Luc.; *P. ornatus*. M. Edw.; *P. variabilis* Luc. Si tratta di forme che si distinguono per la maggiore (rispetto ad altri *Porcellio* s. str.) convessità del corpo e per non aver mai un lobo frontale mediano molto sviluppato. Tutte hanno la caratteristica di avere il carpopodite dei pereiopodi del 7° paio del ♂ provvisto al margine esterno di un rilievo più o meno accentuato. Nei maschi adulti è caratteristico lo sviluppo talora enorme in lunghezza dell'exopodite degli uropodi. Questi caratteri non sono esclusivi del gruppo, perchè si ritrovano in altre specie a corpo più appiattito, senza però che costituiscano una caratteristica del gruppo. Così abbiamo un altro gruppo di *Porcellio* del quale il tipo può essere considerato *Porcellio tripolitanus* Verh., dal corpo più appiattito, nel quale gruppo il carpopodite del 7° paio del ♂ presenta una gibbosità nel margine laterale in alcune specie come nella suddetta e in *P. imbutus* B. L., e d'altro canto può mancare come in *P. eximius* Dollf., *P. Olivieri* Aud. et Sav. e *P. laevis* Latr.

Il gruppo *P. Hoffmannseggii* è constituito da forme che appartengono all'Africa settentrionale occidentale mediterranea e alle terre mediterranee della Spagna

Porcellio Olivieri è la forma che vicaria in Africa settentrionale occidentale il *Porcellia laevis*, la cui presenza nell'Africa stessa à da attribuirsi ad importazione nei centri abitati dall'uomo, perchè la sua vera patria è l'Europa meridionale e più specialmente l'Italia continentale. *Porcellio imbutus* è il rappresentante del gruppo in Sicilia.

BIBLIOGRAFIA

1. Arcangeli, A., Escursione zoologica all'Oasi di Marrakesch nell'aprile 1930. Isopodi terrestri. (*Boll. di Zool.* Anno III, 1932, pp. 225-232, Tav. 2.)

2. Budde-Lund, G., Crustacea Isopoda Terrestria per familias et genera et species descripta. (*Havniae*, 1885, 319 pages.)

3. — Isopoda von Madagascar und Ostafrika mit Diagnosen verwandter Arten. (*Voeltzkow Reise Ostafrika Wiss. Ergebn.*, Bd. II, 1908, pp. 263-308, Taf. 12-18.)

4. Dollfus, A., Catalogue raisonné des Isopodes terrestres de l'Espagne (espèces signalées jusqu'à ce jour et description d'espèces nouvelles). (*Ann. Soc. Esp. Hist. Nat.*, t. XXI, 1892, pp. 161-190, 13 figures.)

5. JACKSON, H. G., Woodlice from Spain and Portugal, with an account of *Benthana*, a subgenus of *Philoscia*-Crustacea. (*Proc. Zool. Soc. London*, 1926, pp. 183-201 1 textfig., Pl. I-VIII.)

6. VERHOEFF, K. W., Ueber Isopoden. 10 Aufsatz. Zur Kenntniss der Porcellioniden (Körnerasseln). (*Sitzungsb. Ges. Nat. Freunde.* Berlin, 1907, pp. 229-281.)

7. VERHOEFF, K. W., Zur Kenntniss der Entwickelung der Trachealsysteme und der Untergattungen von *Porcellio* und *Tracheoniscus*. (Ueber Isopoden, 22 Aufsatz.) (*Ibidem*, Jahrg. 1917, pp. 195-223, 7 figures.)

8. — Ueber alpenländische und italienische Isopoden. 37 Isopoden-Aufsatz. (*Zool. Jahrb. Abt. f. System.*, Bd. 56, 1928, pp. 93-172, 85 Abbild.)

9. — Neue Isopoda terrestria aus Mexico und dem Mediterrangebiet. 50 Isopoden-Aufsatz. (*Zool. Anz.*, Bd. 103, 1933, pp. 97-119, 24 Abbild.)

QUELQUES PARTICULARITES CONCERNANT LA PERMEABILITE ET LA STRUCTURE DU CYTOPLASME DE L'ŒUF DE PHOLADE *BARNEA CANDIDA*

PAR

S. SIMON (Bruxelles).

Au cours de recherches ayant pour objet l'étude de l'action des rayons gamma sur la morphologie et la physiologie de la membrane et du cytoplasme ovulaires, travail qui sera publié ultérieurement, j'ai été amenée à observer certaines particularités concernant les réactions de l'œuf de Pholade.

J'avais choisi l'œuf de ce mollusque comme test biologique sur les conseils de M. le Professeur Dalcq, à cause des avantages qu'il présente pour une observation directe sur matériel vivant. En effet, ses petites dimensions et sa transparence parfaite permettent en général de se rendre compte facilement et rapidement de l'action des agents utilisés. De plus, chaque femelle fournissant plusieurs milliers d'œufs, il est possible d'effectuer une expérience complète au moyen d'une seule ponte (ce qui est indispensable, étant données les variations individuelles considérables qui existent d'une femelle à l'autre) tout en utilisant, pour chaque point étudié, un nombre d'œufs suffisant à éliminer les variations statistiques.

La cytologie et l'embryologie de l'œuf de Pholade ont été étudiées en détail par le Professeur Dalcq et son assistant M. Pasteels, et j'ai pu bénéficier de leurs connaissances approfondies dans ce domaine. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de mes plus vifs remerciements pour les multiples indications qu'ils m'ont données.

Les animaux utilisés proviennent de la station biologique de Wimereux, et je tiens à remercier chaleureusement M. le Professeur Maurice Caullery et M. Robert Weill, qui ont bien voulu me laisser puiser à discrétion dans leurs réserves. Les frais de transport des animaux, ainsi que leur entretien dans l'aquarium d'eau de mer du laboratoire d'Embryologie, ont été couverts grâce à un subside qui m'a été accordé par la Commission du Radium et la Fondation Nationale du Cancer, auxquelles j'exprime ici toute ma reconnaissance.

I. — OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES

a) Œuf vierge.

Comme l'ont montré DALCQ en 1928 et PASTEELS en 1930, l'œuf de Pholade est pondu à l'état d'oocyte de premier ordre et la maturation ne s'effectue qu'après la fécondation. Cependant, la rupture de la vésicule germinative peut se produire, dans une proportion plus ou moins élevée des œufs vierges, sous l'influence des sels de Ca et de K renfermés dans l'eau de mer; dans ce cas, PASTEELS a montré que l'évolution de l'œuf s'arrête à la métaphase, soit de la première, soit de la seconde mitose de maturation. Il en résulte qu'après environ une demi-heure de contact avec l'eau de mer, une ponte non fécondée renferme généralement, à côté des oocytes pourvus de leur vésicule germinative, un nombre plus ou moins considérable d'œufs qui se trouvent en métaphase de première ou de seconde maturation; les expériences porteront donc toujours simultanément sur ces trois phases de l'évolution ovulaire et il ne sera pas nécessaire d'avoir recours à des artifices expérimentaux pour comparer leur mode de réaction.

L'examen microscopique direct ne me donnant que des renseignements assez grossiers sur la réaction des œufs (disparition de la vésicule germinative, cytolyse, courbe globale du gonflement dans les solutions hypotoniques) sans qu'il soit possible d'approfondir le mécanisme des phénomènes observés, j'ai eu recours à l'examen à l'ultramicroscope, suivant la technique décrite par RUNNSTRÖM en 1923. Ce sont les résultats obtenus par ce procédé que je me propose de rapporter dans ce travail (1).

Examiné à l'ultramicroscope, l'oocyte de Pholade se présente sous l'aspect d'une sphère délimitée par une membrane anhiste, renfermant un noyau optiquement vide qui apparaît en sombre et une multitude de particules lumineuses agitées d'un mouvement brownien intense (fig. 1).

Immédiatement au-dessous de la membrane et sans limite de clivage visible, se trouve une couche corticale apparaissant comme une bande lumineuse continue, sans granulations et sans mouvement brownien. Elle est très semblable à la couche corticale décrite par RUNNSTRÖM dans l'œuf d'Oursin; mais elle conserve toujours une teinte d'un blanc jaunâtre et je n'ai jamais pu observer de variations de couleur analogues à celles décrites par cet auteur; cependant, son épaisseur est variable d'une ponte à l'autre et peut être modifiée par les conditions expérimentales. Dans une ponte donnée, son épaisseur est sensiblement la même pour tous les œufs et n'est modifiée ni par la maturation, ni par un séjour prolongé dans l'eau de mer.

---

(1) Les expériences à l'ultramicroscope ont été effectuées au moyen du microscope confié par le Fonds National de la Recherche Scientifique au laboratoire d'Embryologie; l'instrument avait été muni à cet effet d'un condensateur cardioïde Zeiss et d'un objectif à immersion 90/1,25, avec iris.

La couche corticale n'existe généralement pas au moment où s'effectue la ponte; elle n'apparaît qu'après un délai variant de quelques secondes à un quart d'heure suivant les pontes; sa formation dépend peut-être de l'influence des sels de l'eau de mer et l'étude systématique de cette action sera effectuée ultérieurement. D'ores et déjà, il est intéressant de rapprocher ce fait d'une observation faite par DALCQ sur l'œuf d'*Asterias glacialis* : la semi-perméabilité de cet œuf n'atteint son état définitif qu'après un contact avec l'eau de mer; celui-ci s'effectue soit à l'intérieur de l'ovaire pendant les derniers jours précédant la ponte, soit directement dans le milieu extérieur lorsque la ponte est provoquée prématurément; dans ce cas, en effet, les œufs fraîchement pondus sont polyédriques, ont un aspect plasmolysé et n'acquièrent qu'ultérieurement leur turgescence normale. Les œufs de Pholade, au moment de leur émission, ont également un aspect irrégulier, et ce n'est qu'après quelques minutes de contact avec l'eau de mer qu'ils deviennent sphériques; la constitution de la couche corticale, qui s'effectue à peu près en même temps, est peut-être régie par les mêmes influences. Les différences observées à ce sujet d'une ponte à l'autre sont probablement dues au degré variable de maturation des différentes femelles.

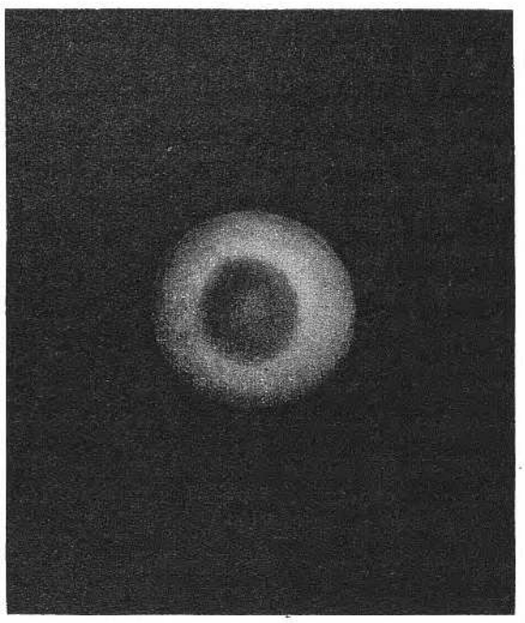


FIG. 1. — Oocyte normal de Pholade.

Les particules qui constituent la masse cytoplasmique sont de deux types différents. Les plus nombreuses apparaissent comme de petites masse sphériques ou polyédriques réfléchissant fortement la lumière diffusée, extrêmement lumineuses par conséquent. Les autres sont plus petites et ont un aspect de bâtonnets très courts; elles apparaissent en sombre, mêlées aux précédentes; elles semblent avoir une tendance à s'accumuler dans certaines régions, principalement dans le voisinage de la vésicule germinative. Quel que soit leur aspect, toutes ces particules sont animées d'un mouvement brownien intense qui semble démontrer que le cytoplasme se trouve dans une phase liquide. Il est impossible de dire si l'on a affaire à des éléments cytoplasmiques chimiquement différents ou s'il s'agit seulement d'aspects réversibles d'un même constituant cellulaire. Aucune structure n'est visible; on n'observe cependant aucun déplacement important des particules et il n'y a pas de courants à l'intérieur du cytoplasme en dehors du mouvement brownien.

La vésicule germinative se détache en sombre sur le fond lumineux du cytoplasme. Elle est située de façon légèrement excentrique, ce qui permet de distinguer dans l'oocyte un pôle animal et un pôle végétatif. La membrane nucléaire n'a pas de structure visible; elle paraît souvent être recouverte d'un revêtement constitué par une accumulation de particules cytoplasmiques sombres; mais lorsque, au cours de phénomènes de destruction de l'œuf, la vésicule germinative est isolée du cytoplasme, sa membrane se montre entièrement dépourvue de particules et son contenu est optiquement vide.

Lorsque, sous une influence quelconque (échauffement de la préparation, action d'une solution hypotonique, action de corps chimiques, etc.), l'œuf se gélifie au cours de l'examen, l'arrêt du mouvement brownien débute toujours au niveau des particules sombres qui avoisinent le noyau : ces particules s'accolent à la membrane nucléaire en un réseau continu, immobile. Après un intervalle plus ou moins prolongé, la région périnucléaire s'immobilise à son tour et la gélification se propage plus ou moins rapidement de la surface de la vésicule germinative vers la périphérie de l'œuf.

A l'exception de la disparition de la vésicule germinative, les œufs qui ont maturé spontanément dans l'eau de mer sont très semblables aux oocytes. La couche corticale a exactement le même aspect. Les particules cytoplasmiques sont animées d'un mouvement brownien dont la vitesse semble être la même. Aucun changement de viscosité ne paraît donc se produire à ce moment chez l'œuf de Pholade, alors que, dans d'autres œufs et en employant d'autres méthodes (centrifugation, microdissection, étude de la plasmolyse), différents auteurs, notamment Lyon, Mc Clendon, Chambers, Dalcq, ont admis l'existence d'une modification appréciable de la viscosité. Il convient cependant de noter que le procédé d'observation directe n'est pas suffisamment précis pour pouvoir affirmer avec certitude qu'il ne se produit aucune accélération du mouvement brownien après la maturation; elle serait en tous cas de peu d'importance au regard de celle observée après la fécondation. Mais bien qu'aucune modification du cytoplasme ne soit visible, nous verrons cependant ultérieurement que la réaction vis-à-vis des solutions hypotoniques est considérablement transformée, dans un sens qui indique un bouleversement de la structure.

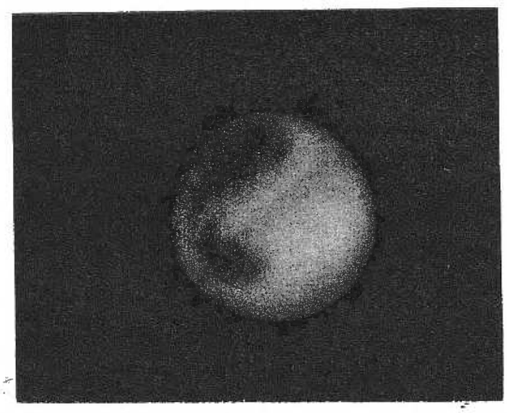


Fig. 2. — Disparition de la vésicule germinative et de la couche corticale après la fécondation.

b) Œuf fécondé.

Lorsqu'on effectue la fécondation sous l'ultramicroscope, on voit se produire rapidement un épaississement de la couche corticale. Le maximum d'épaisseur est atteint en général en moins de trois minutes. Il ne se produit

aucun changement de couleur concomitant. Après un quart d'heure environ, la couche corticale disparaît et les granulations cytoplasmiques viennent directement au contact de la membrane (fig. 2). Cette évolution coïncide avec le flétrissement de la vésicule germinative : celle-ci s'allonge et prend une forme en croissant en même temps que sa membrane s'estompe et disparaît. Le mouvement brownien des particules cytoplasmiques est beaucoup plus intense que dans les œufs vierges de la même ponte, ce qui semble correspondre à un accroissement de la fluidité du cytoplasme sous l'influence de la pénétration du spermatozoïde et concorde avec les résultats obtenus par HEILBRUNN en centrifugeant des œufs d'Oursin vierges et fécondés.

Au bout d'une demi-heure environ, la couche corticale s'est reconstituée; elle est plus épaisse que chez les témoins non fécondés. Lors de l'émission du second globule polaire (environ cinquante minutes après la fécondation), elle atteint son épaisseur maxima. Je n'ai pas suivi son évolution aux stades ultérieurs.

II. — COMPORTEMENT DES ŒUFS EN SOLUTION HYPOTONIQUE

L'étude du comportement des œufs vierges ou fécondés dans les solutions hypotoniques est un procédé d'analyse qui a été fréquemment utilisé avec des résultats extrêmement intéressants. Cette méthode, introduite par LOEB en 1892, a été reprise et mise au point par R. S. LILLIE en 1916; utilisant de l'eau de mer diluée afin de conserver un certain équilibre de balance des sels et de s'éloigner le moins possible des conditions physiologiques, LILLIE a mis en évidence, chez l'œuf d'Oursin, les différences de perméabilité à l'eau existant entre les œufs avant et après fécondation; il a montré que la vitesse de pénétration de l'eau dans la cellule vivante, en milieu hypotonique non toxique, varie : 1° avec le gradient de pression osmotique entre l'intérieur et l'extérieur; 2° avec la surface de la membrane semi-perméable; 3° avec la perméabilité de cette membrane à l'eau, celle-ci dépendant des conditions physiologiques. En 1918, KONOPACKI a étudié le mécanisme de la désagrégation cytoplasmique sous l'action mécanique de l'afflux aqueux. HERLANT, en 1920, utilisant la méthode de Lillie, a montré sur l'œuf d'Oursin qu'en utilisant des dilutions suffisamment fortes (75 à 80 %), on observe des différences réactionnelles qui débutent immédiatement après la fécondation ou l'activation et donnent lieu à des courbes cycliques en relation avec les divisions cellulaires. DALCQ, en 1923, a confirmé la plupart de ces résultats pour l'œuf d'*Asterias glacialis* et a montré que la perméabilité à l'eau diminue au cours de la maturation, pour augmenter à nouveau après la fécondation. MC CUTCHEON et LUCKÉ, dans une série de travaux publiés depuis 1926, ont étudié le mode de pénétration de l'eau dans l'œuf vierge d'*Arbacia* et ont proposé diverses équations de la perméabilité en fonction de la différence des pressions osmotiques et de l'état physiologique de la membrane. En 1929, PAGE a démontré l'existence d'une dissociation entre la rapidité de pénétration de l'eau et le

volume atteint par l'œuf avant de se cytolyser : chez l'œuf d'*Arbacia* fécondé, ce volume est plus considérable pendant les phases d'imperméabilité relative que pendant celles qui correspondent à un maximum de sensibilité. Hobson, en 1932, étudiant l'œuf de *Psammechinus*, a utilisé une méthode d'observation cinématographique; ses résultats confirment ceux des auteurs précédents. En 1932 également, Dorfman, appliquant la méthode de Lillie à l'œuf de *Strongylocentrotus*, a retrouvé les mêmes phénomènes, mais il a constaté que l'augmentation de la perméabilité à l'eau se produit immédiatement après la fécondation; de plus il a dissocié la perméabilité à l'eau proprement dite des effets cytolytiques, ces derniers pouvant être rattachés à une déficience en oxygène et étant déterminés par les conditions où se trouve la solution hypotonique pendant les premières minutes de contact.

A mon tour, j'ai examiné attentivement quels étaient les effets de l'hypotonie sur le matériel nouveau et particulièrement favorable qu'est l'œuf de Pholade. Les œufs, pondus dans l'eau de mer normale, sont portés ultérieurement dans une solution d'eau de mer diluée dont la pression osmotique est déterminée par mesure cryoscopique. La vitesse de pénétration de l'eau est calculée, ainsi que cela a été fait par divers auteurs, à partir des variations du volume des œufs en fonction du temps. Dans ce but, on prélève des œufs à intervalles réguliers et l'on mesure leur diamètre au microscope à l'aide d'un oculaire à micromètre, dans des conditions de grossissement constantes; chaque point des courbes correspond à la moyenne des mesures faites sur un minimum de cinq œufs; de ce diamètre moyen on déduit la surface et le volume des œufs aux différentes phases de leur gonflement. Les mesures sont poursuivies jusqu'à ce que tous les œufs soient cytolysés ou que soit établi l'équilibre osmotique entre les œufs et le milieu extérieur.

Ce procédé de mensuration ne permet pas de suivre l'évolution d'un œuf déterminé. Mais, dans le cas de l'œuf de Pholade, le gonflement se fait de façon très homogène pour une ponte donnée et la valeur moyenne obtenue s'écarte très peu des mesures individuelles : dans une solution d'eau de mer diluée, les différences de diamètre de plusieurs œufs observés simultanément ne dépassent pas une à deux unités de l'échelle micrométrique, c'est-à-dire que l'erreur commise est de l'ordre de grandeur de 5 %, très inférieure aux variations observées au cours des expériences.

a) Œufs vierges.

Placé dans des solutions d'eau de mer de concentration donnée, l'œuf de Pholade absorbe de l'eau jusqu'à ce qu'il ait atteint un volume qui correspond à un état d'équilibre avec la pression osmotique du milieu extérieur. Ce volume final est sensiblement constant pour les œufs provenant de différentes pontes et n'est pas modifié par la maturation de l'œuf; il ne dépend que de la pression osmotique du milieu extérieur et de sa composition saline.

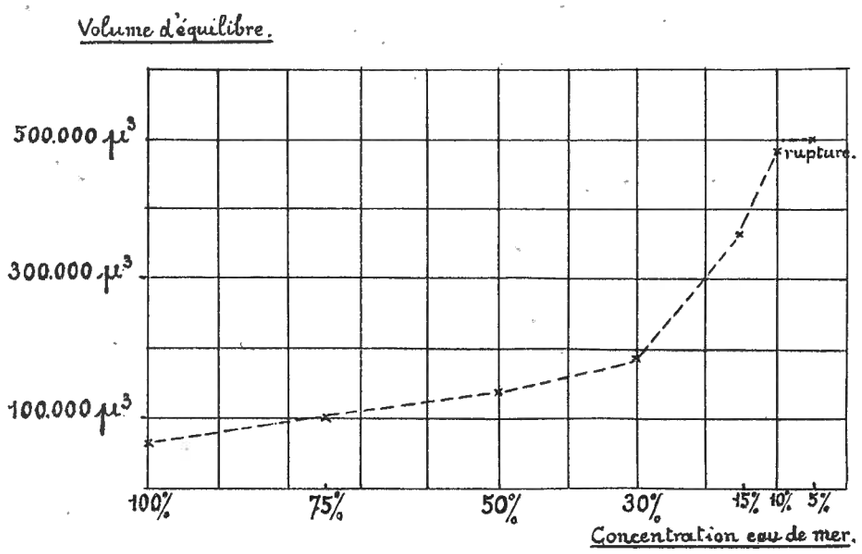


FIG. 3. — Courbe des volumes d'équilibre atteints par une même ponte dans des solutions d'eau de mer de concentration variable.

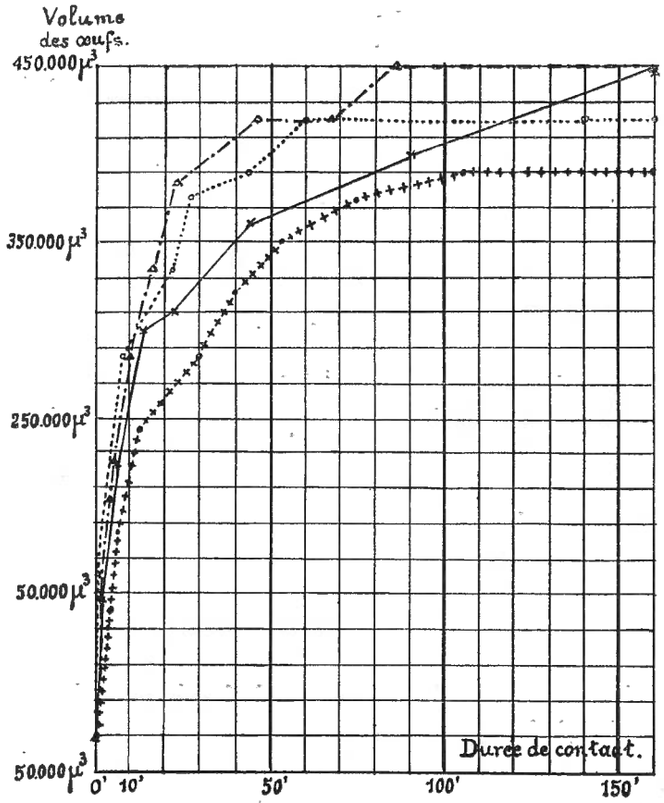


FIG. 4. — Courbes de gonflement de 4 pontes dans de l'eau de mer à 10 %.

Dans l'eau de mer normale, le volume de l'œuf de Pholade oscille autour de 68 000 μ^3. Le tableau I et la figure 3 donnent les volumes d'équilibre correspondant à différentes dilutions de l'eau de mer. La ponte qui a servi à établir cette courbe ne présentait pas de rupture de membrane après 2 heures 1/2 de séjour dans la solution à 10 %, alors que sa destruction était complète en 55 minutes dans la solution à 5 %. Il est à remarquer que le volume d'équilibre n'augmente pas suivant une progression régulière lorsque le gradient de pression osmotique entre l'intérieur de l'œuf et le milieu extérieur augmente, suivant la conception de LILLIE, mais qu'il existe un point d'inflexion de la courbe très net situé aux environs de la dilution de 30 % : pour les dilutions plus fortes, le volume d'équilibre atteint est supérieur à ce que le début de la courbe permettait d'escompter, sans pourtant qu'il y ait rupture de la membrane ni dislocation du cytoplasme, comme le montreront les observations faites à l'ultramicroscope.

TABLEAU I

Concentration eau de mer.	Volume maximum.
100 %	68 000 μ^3
75 %	100 000 »
50 %	138 000 »
30 %	186 000 »
15 %	362 000 »
10 %	485 000 »
5 %	500 000 » et lyse.

Le temps nécessaire pour atteindre le volume d'équilibre est très variable d'une ponte à l'autre et peut être modifié par les conditions expérimentales. Mais l'allure générale de la courbe de gonflement reste toujours la même (cf. courbes de la fig. 4, faites chacune avec une ponte différente) : après avoir présenté au début une pente extrêmement accusée, elle s'infléchit peu à peu au fur et à mesure que l'on se rapproche du volume d'équilibre et se termine par un plateau presque horizontal. Cette allure peut être rapprochée de celle des courbes publiées par DORMAN pour *Strongylocentrotus*. Elle dépend principalement de la variation progressive du gradient de pression osmotique existant entre l'intérieur de l'œuf et le milieu extérieur, gradient qui tend vers zéro au fur et à mesure que l'œuf se rapproche de son volume d'équilibre.

Si, s'inspirant des données de MC CUTCHEON et LUCKÉ, on considère la quantité d'eau passant par seconde à travers l'unité de surface de la membrane ovulaire, en tenant compte de l'augmentation de surface qui s'effectue parallèlement à l'accroissement de volume, on constate que le coefficient de perméabilité est d'autant plus élevé que l'on est plus éloigné du volume d'équilibre final. Dans une solution à 10 % d'eau de mer, par exemple, la vitesse de pénétration de l'eau par unité de surface est très rapide pendant la pénétration de la première tranche de 100 000 μ^3 d'eau (il passe de 6 à 9 μ^3 d'eau par seconde

et par micron carré), pour tomber très rapidement à des valeurs environ dix fois moindres : la seconde tranche de 100 000 μ^3 pénètre suivant un coefficient de perméabilité dont l'ordre de grandeur est environ 0,6 μ^3 par μ^2/sec. et qui tend progressivement vers zéro; il devient nul au moment où l'œuf est en équilibre osmotique avec le milieu extérieur.

La vitesse de pénétration de l'eau et le volume d'équilibre final sont exactement les mêmes, dans une ponte donnée, pour les oocytes et pour les œufs ayant maturé spontanément dans l'eau de mer avant d'être mis en contact avec la solution hypotonique. Les courbes correspondant aux œufs à ces différentes phases de leur vie cellulaire sont exactement superposables. A première vue, ce fait paraît en contradiction avec les observations faites par Dalcq sur l'œuf d'*Asterias glacialis* placé en solution hypotonique : considérant les modalités de la plasmolyse et de la cytolyse, Dalcq a, en effet, conclu à un renforcement progressif de la semi-perméabilité depuis la ponte jusqu'à la maturation; mais la méthode qu'il utilisait était différente et l'on ne peut déduire de ces divergences à l'existence d'une opposition entre ces deux espèces animales en ce qui concerne la vitesse de pénétration de l'eau.

L'introduction d'une quantité d'eau aussi considérable se fait en général sans qu'il y ait désintégration du cytoplasme ovulaire. En effet, remis dans l'eau de mer normale après séjour d'une vingtaine de minutes dans une solution à 10 % d'eau de mer (volume atteint : 325 000 μ^3), les œufs reprennent leur volume initial en moins de trois minutes et peuvent être fécondées : la formation des pronucléi s'effectue, en apparence normalement, dans les neuf dixièmes des œufs. L'œuf de Pholade semble, à ce point de vue, être particulièrement résistant; sur l'œuf d'Oursin en effet, Lillie a montré que le retour à la normale après séjour dans une solution hypotonique n'est possible que pour autant que la dilution de l'eau de mer ne soit pas trop forte; au delà d'une limite peu élevée, le cytoplasme se désagrège à l'intérieur de la membrane et l'œuf se cytolyse Just, en 1928, a confirmé les observations de Lillie.

Le développement ultérieur des œufs fécondés après pareil traitement est généralement troublé. Néanmoins, un certain nombre des œufs parviennent à se diviser en deux blastomères et poursuivent leur segmentation de façon parallèle aux témoins. Il y a lieu de noter que, lorsque ces œufs se segmentent, les deux premiers blastomères sont toujours inégaux; la pénétration d'une grande quantité d'eau et la perturbation de la balance des sels qui devrait logiquement en résulter ne sont donc pas suffisantes pour troubler l'action du facteur de division inégale qui caractérise l'œuf de Pholade; Pasteels a cependant pu démontrer que ce facteur, localisé dans le cytoplasme, est extrêmement labile et doit vraisemblablement se rattacher à un gradient de perméabilité.

L'examen à l'ultramicroscope des œufs placés dans une solution d'eau de mer diluée montre que la pénétration de l'eau s'effectue par toute la surface de l'œuf, tout en étant plus active à l'un des pôles. Bien que la vitesse de pénétra-

tion de l'eau soit la même dans les deux cas, les œufs ayant maturé réagissent différemment des oocytes à vésicule germinative et il convient de les étudier séparément.

Dans les oocytes, la couche corticale disparaît presque instantanément et les particules lumineuses arrivent au contact direct de la membrane. Ce phénomène correspond probablement à la dissolution de la couche lipoïdique dans les solutions hypotoniques telle qu'elle a été décrite par RUNNSTRÖM en 1923. Il se

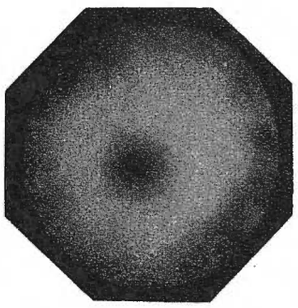


FIG. 5. — Début de pénétration de l'eau; la couche corticale a disparu (volume : 123.000 μ^3).

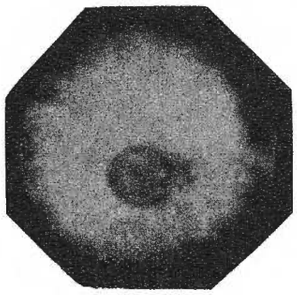


FIG. 6. — Stade plus avancé : réseau constitué à la périphérie (volume : 169.000 μ^3).

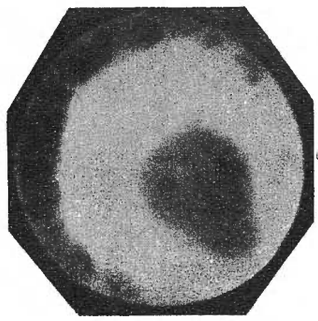


FIG. 7. — Réseau très développé au pôle végétatif, nul au pôle animal (volume : 245.000 μ^3).

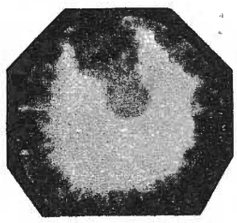


FIG. 8.
Stade plus avancé (volume : 288.000 μ^3).

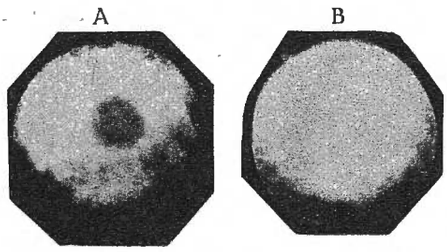


FIG. 9. — Le réseau gagne les couches profondes du cytoplasme (volume : 335.000 μ^3). A = impression faible; B = impression forte.

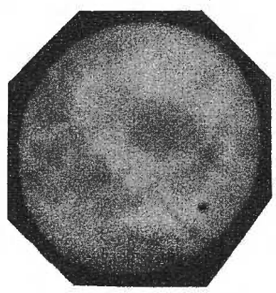


FIG. 10. — Œuf ayant atteint le volume d'équilibre osmotique : le réseau s'étend jusqu'à la vésicule germinative (volume : 485.000 μ^3).

pourrait cependant qu'il ne s'agisse pas d'une dissolution pure et simple : en effet, à un stade plus avancé du gonflement de l'œuf, on voit que l'emplacement de la couche corticale est occupé par une assise de particules formant une couche continue sur laquelle s'amorcent les mailles du réseau; on est dès lors en droit de se demander si la disparition apparente de la couche corticale ne correspondrait pas à une précipitation sous forme de granulations lumineuses. Dans cette hypothèse, on pourrait supposer que les disparitions et réapparitions physiologiques ou expérimentales de la couche corticale ne seraient que des

changements de phases dus aux modifications physico-chimiques dont le cortex ovulaire est le siège.

En même temps que la couche corticale disparaît, l'eau pénètre à l'intérieur de l'œuf en distendant les mailles d'un réseau qui semble préexister dans le cytoplasme. Les figures 5 à 10 montrent les aspects successifs de la cellule au cours du gonflement. L'eau s'insinue par toute la surface, mais sa pénétration semble être minimale au pôle animal. On voit apparaître progressivement un réseau à larges mailles dans lequel circule l'eau. Ces mailles sont constituées par des files linéaires de particules cytoplasmiques; celles-ci continuent à être agitées de mouvements browniens rapides, mais conservent leur position réciproque sur les mailles du réseau; elles semblent être rendues solidaires les unes des autres par une substance non visible à l'ultramicroscope, non miscible à l'eau, dont la viscosité est insuffisante pour freiner le mouvement brownien, mais qui est capable de résister aux courants et aux remous qui accompagnent la pénétration rapide de l'eau. La figure 11 reproduit une photographie du réseau, vu à un fort grossissement et prise au stade d'équilibre osmotique; le cliché n'intéresse que la partie centrale de l'œuf et comprend la vésicule germinative qui a conservé son aspect optiquement vide. Ces différentes photos démontrent que le réseau progresse de la périphérie vers la zone nucléaire; pareille évolution ne concorde pas avec la théorie émise par KONOPACKI et suivant laquelle, chez l'œuf d'Oursin, la dislocation de la structure du cytoplasme ne s'effectuerait pas suivant un processus partant de la périphérie et gagnant le centre de l'œuf, mais bien par un remaniement intéressant l'ensemble du cytoplaseme et ne modifiant le cortex qu'à un stade terminal. Lorsque l'état d'équilibre est atteint dans les solutions très diluées (10 % d'eau de mer), tout l'œuf présente cette structure en réseau (fig. 10); à la périphérie, la membrane est doublée par une couche continue de particules cytoplasmiques qui a remplacé la couche corticale et d'où semblent partir les mailles du réseau; le mouvement brownien persiste sur les mailles. La vésicule germinative a également absorbé de l'eau, mais elle ne manifeste aucune structure et reste optiquement vide; elle ne conserve généralement pas sa forme sphérique, mais prend un aspect en bissac (fig. 8).

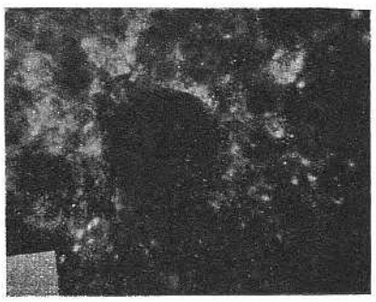


FIG. 11. — Réseau à un fort grossissement; au centre, la vésicule germinative.

Lorsque l'œuf est orienté dans le champ microscopique suivant l'axe de ses pôles (fig. 7 et 8), on voit que le pôle animal est dépourvu de réseau et que la vésicule germinative tend à être repoussée contre le cortex; la pénétration de l'eau se fait avec un maximum d'intensité au pôle végétatif, où se trouvent les mailles les plus larges du réseau. L'existence d'une polarité chez

l'oocyte est à rapprocher de celle démontrée par DALCQ pour l'œuf d'*Asterias glacialis*; pour celui-ci cependant, DALCQ a admis l'hypothèse d'une perméabilité plus grande du pôle animal à l'égard de l'eau. Le gradient de polarité existe donc également chez l'oocyte de Pholade, mais il se manifeste en sens inverse de ce que pensait cet auteur.

Dans les solutions moins diluées (20 à 30 % d'eau de mer), le processus est le même, mais l'extension du réseau vers le centre reste limitée et il persiste, autour de la vésicule germinative, une zone plus ou moins épaisse dans laquelle la pénétration de l'eau s'est effectuée de façon discrète. La figure 12 montre l'aspect de l'œuf après 60 minutes de séjour dans une solution à 30 % d'eau de mer, alors que l'œuf a un volume de 170 000 μ^3 et a à peu près atteint son

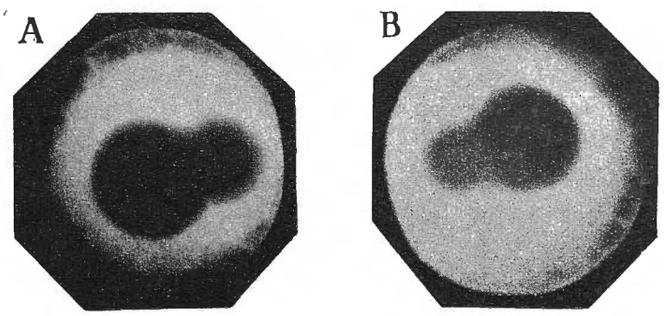


FIG. 12. — État d'équilibre dans une solution à 30 % d'eau de mer.
A = impression faible ; *B* = impression forte.

état d'équilibre. Le cytoplasme central conserve l'aspect habituel; mais il convient de remarquer que la superposition des couches cytoplasmiques ne permet de voir le réseau, et surtout de le photographier, que lorsque l'écartement des mailles est déjà très accusé.

Lorsque les œufs ont maturé spontanément dans l'eau de mer avant d'être placés dans la solution hypotonique, la pénétration de l'eau s'effectue avec la même vitesse, mais suivant un processus différent. Comme dans le cas des oocytes immatures, la couche corticale disparaît immédiatement. Mais il n'est pas possible de mettre en évidence une polarité de la cellule et l'eau semble s'introduire de la même façon par toute la surface cellulaire. Il ne se forme pas de réseau à mailles plus ou moins distendues dans lesquelles circulent des courants aqueux, mais l'eau imbibe rapidement l'ensemble du protoplasme qui conserve le même aspect global que chez les témoins; la dilution du protoplasme s'effectue de façon homogène et la périphérie de l'œuf réagit de la même façon que sa partie centrale. La maturation ne modifie ni la vitesse de pénétration de l'eau, ni le volume d'équilibre osmotique, ni la résistance mécanique de la membrane; mais elle détermine cependant un bouleversement des propriétés du cytoplasme tel que les relations entre l'eau et la substance cellulaire changent de nature. Ces phénomènes doivent probablement pouvoir être

attribués à la diffusion du suc nucléaire dans le cytoplasme et aux modifications physico-chimiques en résultant, conformément à l'opinion déjà exprimée par DALCQ en 1923. De plus, une fois la vésicule germinative disparue, on n'observe plus de différence entre les diverses régions de l'œuf au point de vue de la pénétration de l'eau; celle-ci se fait de façon uniforme et le gradient physiologique, précédemment si net, s'est en quelque sorte effacé. Ces observations confirment donc celles de DELAGE, LILLIE, MORGAN, WILSON, YATSU, MC CLENDON, DALCQ, etc., concernant le rôle primordial de la rupture de la vésicule germinative sur la physiologie de l'œuf vierge. Dans le cas particulier de la Pholade cependant, il semble que ces modifications intéressent uniquement le cytoplasme et ne touchent pas la membrane.

b) Œufs fécondés.

La fécondation entraîne chez l'œuf de Pholade, comme chez celui d'Oursin (LILLIE, HERLANT, DORFMAN) et celui d'Astérie (DALCQ), une augmentation de la perméabilité à l'eau en même temps qu'une diminution de résistance de la membrane. Pendant les premières minutes qui suivent la pénétration du spermatozoïde, la perméabilité ne semble pas modifiée : la rapidité de pénétration de l'eau reste la même ainsi que le volume d'équilibre final, et l'on n'observe aucune accélération des processus de cytolyse. Mais à partir de la quinzième minute environ, la fragilité des œufs augmente : dans l'eau de mer à 10 %, le volume d'équilibre peut en général être encore atteint, mais il correspond au point de rupture de la membrane. Une demi-heure après la fécondation, tous les œufs sont détruits en une dizaine de minutes et la rupture de la membrane se produit, alors que le gonflement de l'œuf atteint environ les deux tiers du volume d'équilibre. Au moment de la fusion des pronucléi, la destruction des œufs est presque immédiate et se produit pour un volume sensiblement égal au quart du volume d'équilibre.

Dans l'eau de mer à 15 %, l'évolution des œufs est la même, mais la dilution moindre rend le détail du phénomène plus facile à suivre. Dans une telle solution, le volume d'équilibre atteint par les œufs vierges est égal à 362 000 μ^3, et l'on n'observe jamais de rupture de membrane. Aucune anomalie n'est visible pendant les vingt premières minutes qui suivent la fécondation. Vers la trentième minute, la vitesse de pénétration de l'eau est sensiblement doublée; les œufs ne dépassent plus le volume de 335 000 μ^3 et se détruisent lentement; il faut environ deux heures pour que la majorité des œufs ait éclaté. Après quarante-cinq minutes, l'accélération de la vitesse de pénétration de l'eau est telle qu'il devient difficile de faire des mesures précises; les œufs sont tous détruits en moins de vingt minutes et leur volume ne dépasse pas 200 000 μ^3.

La variation de la perméabilité à l'eau et l'augmentation de fragilité de la membrane sont donc progressives et ne débutent qu'environ un quart d'heure après la fécondation. Elles ne peuvent par conséquent être mises en rapport

avec les variations d'épaisseur de la couche corticale, variations qui, comme nous l'avons vu précédemment, sont caractérisées par un épaississement immédiat suivi d'une disparition, puis d'une reconstitution de cette couche au cours de la première heure du développement. A première vue, ces faits semblent corroborer l'opinion d'HEILBRUNN (1920), qui, retrouvant sur *Cumingia* les phénomènes décrits par LILLIE, n'en discutait pas moins l'interprétation de ce dernier et attribuait l'augmentation de perméabilité qui suit la fécondation, non à une transformation de la membrane, mais à des changements dans l'état physique du protoplasme.

c) Anomalies provoquées expérimentalement.

La façon dont l'œuf de Pholade réagit à la pénétration de l'eau peut être modifiée par l'addition de certaines substances ou par les conditions expérimentales.

Le cyanure de potassium, à la concentration de M/2000, ne modifie en général pas la vitesse de pénétration de l'eau; ceci n'est cependant pas absolu : dans un petit nombre d'expériences et pour des raisons non élucidées, l'addition de cyanure s'est accompagnée d'une augmentation appréciable de la perméabilité à l'eau. La concentration utilisée est suffisante pour inhiber la consommation d'oxygène, comme le montrent des mesures de contrôle faites avec l'appareil de Warburg; elle est d'ailleurs dans la limite des concentrations admises généralement comme étant capables d'inhiber l'oxydation du cytochrome (KEILIN) et celle du glutathion réduit (HOPKINS et ELLIOT). Elle est inférieure à celle préconisée par LILLIE pour entraver l'augmentation de perméabilité qui suit la fécondation chez l'œuf d'Oursin (selon cet auteur, les dilutions inférieures à M/800 seraient inactives); HERLANT a cependant obtenu des modifications de la perméabilité chez *Paracentrotus* en employant une concentration de M/3000, mais il a montré que l'effet obtenu était fonction de la toxicité plus ou moins grande des ions contenus dans le milieu extérieur.

Si la courbe de gonflement des œufs en présence de cyanure à la concentration choisie est en général exactement superposable à celle des témoins, la réaction du cytoplasme est cependant différente. Le réseau cytoplasmique se dessine dans les mêmes conditions, mais sa propagation vers le centre de l'œuf est entravée : lorsque le volume d'équilibre est atteint, l'examen à l'ultramicroscope montre que la structure cellulaire est beaucoup mieux conservée que chez les témoins; la vésicule germinative a rarement disparu et le réseau à mailles ne couvre pas l'ensemble de la cellule; il persiste, autour de la vésicule germinative, une zone de cytoplasme compact dans laquelle la pénétration de l'eau est réduite à un minimum. Dans certains cas, la membrane nucléaire semble gélifiée et les particules sombres qui la recouvrent sont immobiles, alors que le mouvement brownien paraît normal dans les couches cytoplasmiques voisines.

Ce rôle préservateur du cyanure se manifeste également par une inhibition des cytolyses : dans les solutions à 10 % d'eau de mer additionnées de KCN à M/2000, la rupture de la membrane se fait beaucoup plus tardivement que chez les témoins. C'est ainsi qu'une ponte particulièrement fragile, qui était détruite en moins de vingt minutes dans la solution à 10 % d'eau de mer sans qu'aucun œuf puisse atteindre le volume d'équilibre, a pu être complètement protégée en ajoutant du cyanure à la concentration habituelle: après 160 minutes de contact avec la solution diluée, un quart seulement des œufs étaient détruits et le volume maximum atteignait 485 000 μ^3, alors que chez les témoins il n'avait pas pu dépasser 388 000 μ^3.

La même action s'observe si l'on étudie les œufs fécondés. Le cyanure ne modifie pas l'augmentation de la perméabilité à l'eau consécutive à la fécondation, mais il s'oppose, au moins partiellement, à la diminution de résistance des œufs à la cytolyse. Ce pouvoir protecteur a cependant une limite : une heure après la fécondation, dans les solutions à 10 et 15 % d'eau de mer, la fragilité des œufs est devenue telle que leur destruction s'opère en quelques minutes, que le cyanure soit ou non présent dans la solution.

L'action anticytolytique du cyanure a été signalée par Loeb dès 1906; cet auteur a montré que l'action toxique de nombreux corps sur les œufs fécondés d'Oursin était retardée par KCN et a attribué cet effet à la suppression d'oxydations anormales ou destructives. Ultérieurement, Lillie, au cours de ses études sur l'antagonisme existant entre sels neutres et anesthésiques, a confirmé l'existence d'une action anticytolytique du cyanure vis-à-vis des œufs d'Astéries et d'Oursins et a repris l'hypothèse de Loeb concernant une relation probable entre cette action de KCN et l'inhibition des oxydations, celles-ci jouant un rôle important dans les modifications de la perméabilité des cellules. Par la suite, de nombreux auteurs ont confirmé ces faits, en particulier Ephrussi (1933) en ce qui concerne la cytolyse de l'œuf d'Oursin par la chaleur; Whitaker (1933) a également observé des faits du même ordre. Au contraire, Herlant a observé que le cyanure, à la concentration de M/3000, rend plus précoce la plasmolyse des œufs fécondés de *Paracentrotus* mis en solution hypertonique; il interprète cette action comme correspondant à une diminution de la perméabilité sous l'influence du cyanure. Les rapports de la cytolyse avec les processus d'oxydation ont été mis en relief par Dorfman, en 1932, au moyen d'une technique très différente : si les œufs d'Oursin, mis dans une solution hypotonique, sont placés immédiatement en goutte pendante dans des conditions qui entraînent une déficience en oxy-

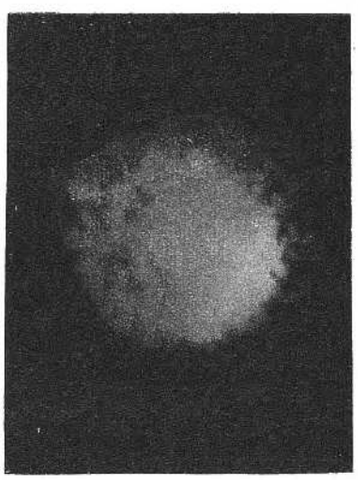


Fig. 13.

gène, la vitesse de pénétration de l'eau reste la même, mais on n'observe plus de cytolyse, alors que celle-ci est la règle chez les témoins dans les conditions des expériences.

D'autres corps, tout en n'ayant pas d'action apparente sur la perméabilité à l'eau, peuvent également agir directement sur le cytoplasme. C'est ainsi que, chez les œufs de Pholade colorés au préalable par le rouge neutre (solution à 1/500 000) et portés ultérieurement dans une solution d'eau de mer diluée, la vitesse de pénétration de l'eau n'est généralement pas modifiée (on peut cependant rencontrer exceptionnellement des pontes chez lesquelles pareil traitement détermine un accroissement de la perméabilité à l'eau). Mais si l'on examine les œufs à l'ultramicroscope, on ne voit pas se constituer de réseau : dans la zone périphérique, où devraient apparaître les mailles, on observe l'existence de gros blocs cytoplasmiques gélifiés, irréguliers, qui nagent indépendamment les uns des autres dans les courants liquides déterminés par la pénétration rapide de l'eau (fig. 13). Lorsque les œufs sont placés directement dans une solution hypotonique additionnée de rouge neutre à la même concentration, on observe un effet similaire, mais moins accentué et moins général; il semble que l'intoxication du cytoplasme par le rouge neutre nécessite un certain laps de temps, correspondant à une accumulation de ce corps dans la cellule.

III. — DISCUSSION

Runnström a conclu de ses expériences que la couche corticale de l'œuf d'Oursin était constituée par des lipoïdes qui, dans certaines conditions, ne sont pas miscibles au reste du cytoplasme et s'accumulent à la périphérie de l'œuf par un effet de tension superficielle. Il a également démontré l'existence d'une couche corticale similaire chez l'Étoile de mer et a pu en faire apparaître expérimentalement une dans les œufs d'*Arbacia*. Il semble bien que la couche corticale observée sur l'œuf de Pholade doive être interprétée de la même façon.

Par suite d'influences diverses (fécondation, action de corps chimiques, action du radium, solutions hypotoniques, etc.), cette couche lipoïdique peut modifier son épaisseur ou même disparaître complètement et se reconstituer ultérieurement. Ces changements morphologiques constituent vraisemblablement la manifestation visible des modifications de l'état physico-chimique de la cellule sous l'influence des agents extérieurs ou du métabolisme interne. Correspondent-ils à des transformations des propriétés physiologiques de l'œuf ?

La perméabilité ne semble pas être en relation directe avec l'épaisseur de la couche corticale. Les expériences faites avec les œufs fécondés ont montré une discordance complète entre les variations d'épaisseur de la couche corticale et l'augmentation de la perméabilité à l'eau. Les mesures faites sur les œufs vierges ne permettent pas de tirer de conclusions : dans une ponte donnée, la couche corticale est d'épaisseur sensiblement constante pour tous les œufs et la

courbe de gonflement dans une solution hypotonique est très uniforme; mais on ne peut pas mettre en relation les variations d'épaisseur et les différentes vitesses moyennes de pénétration de l'eau qui s'observent entre les différentes pontes; dans de nombreux cas, une couche corticale épaisse correspond à une pénétration rapide de l'eau, tandis qu'une couche mince coïncide avec un temps de gonflement prolongé; mais cette règle n'a rien d'absolu et présente de nombreuses exceptions. La pénétration de colorants vitaux (rouge neutre, bleu de Nil) ne semble pas non plus être régie par la plus ou moins grande épaisseur de la couche corticale. Le taux des maturations spontanées s'effectuant dans l'eau de mer, phénomène qui correspond vraisemblablement à la pénétration dans l'oocyte de sels provenant du milieu extérieur, semble également indépendant de l'épaisseur de cette couche. Dans leur ensemble, ces résultats concordent avec ceux de RUNNSTÖM; celui-ci était, en effet, d'avis que la surface lipoïdique des œufs n'a pas une importance capitale en ce qui concerne leur semi-perméabilité.

Les expériences faites sur l'œuf de Pholade permettent également d'envisager le problème de la structure du protoplasme. Les nombreuses études faites dans ce domaine n'ont pas encore permis de résoudre définitivement cette question; il est d'ailleurs probable que l'on a affaire à des systèmes colloïdaux qui passent de façon réversible de l'état de sol à celui de gel, suivant les conditions physiologiques ou expérimentales, et que les données obtenues à partir d'un type cellulaire ne peuvent pas être généralisées à tous les cytoplasmes. En 1933, à la suite d'une analyse des conditions de déformation mécanique de l'œuf d'Oursin, VLES concluait à une impossibilité de résoudre le dilemme qu'il exposait dans les termes suivants : « Que l'œuf, dans une enveloppe élastique, » ait un médium fondamental liquide dans lequel roulent des hétérogénéités » d'une autre phase — l'œuf-pâte — ou qu'il ait une trame fondamentale solide » dans laquelle circule un médium liquide — l'œuf-gel — on a deux schémas » presque réciproques, qui sont d'autant moins éloignés l'un de l'autre que nous » connaissons des systèmes capables de passer réversiblement, suivant les condi- » tions physico-chimiques, du premier au second ».

Placé dans une solution hypotonique, l'oocyte de Pholade absorbe de l'eau suivant un processus tel qu'il semble ne pas y avoir simplement imbibition du protoplasme : l'eau circule à l'état libre dans un réseau cytoplasmique dont les mailles se distendent sous l'action de cet afflux liquide. Pareil réseau n'est pas visible à l'intérieur de l'œuf normal placé en solution isotonique, et la question se pose de savoir s'il s'agit d'une néo-formation ou de la mise en évidence d'un système préformé invisible dans les conditions habituelles. Le mouvement brownien des particules qu'il supporte semble avoir la même rapidité que celui observé dans le cytoplasme normal, ce qui permet d'admettre que les viscosités sont les mêmes. Sa présence est une garantie de la survie de l'œuf : tant qu'il persiste et tant que ses mailles ne sont pas dilacérées par une dis-

tension trop considérable, les œufs, ramenés dans une solution d'eau de mer isotonique, reprennent leur volume normal et peuvent être fécondés. Le réseau disparaît lorsque des substances toxiques sont introduites dans l'oocyte ou en cas de désintégration du cytoplasme après rupture de la membrane.

L'hypothèse d'une structure cytoplasmique en réseau est à rapprocher des idées formulées par DALCQ en 1923, suivant lesquelles l'œuf d'*Asterias glacialis* se comporterait comme s'il était constitué par une « trame cytoplasmique ou spongioplasme » formée de protéines et de lipoïdes avec un liquide insterstitiel chargé de sels dissous sous une pression osmotique considérable. HERLANT a également supposé que le cytoplasme était constitué par une émulsion de protéines et de lipoïdes dans laquelle la phase continue serait tantôt albuminoïde, tantôt lipoïdique, suivant le stade cellulaire envisagé; cette hypothèse lui permettait d'expliquer les variations cycliques de la perméabilité au cours des divisions ovulaires, ainsi que l'action des différents agents extérieurs; mais sa théorie implique que la pénétration de l'eau est conditionnée par le pouvoir d'absorption de la phase continue du cytoplasme. Or l'observation ultramicroscopique des œufs de Pholade montre que la plus grande partie de l'eau qui pénètre à l'intérieur de l'oocyte reste libre dans les mailles du réseau et peut être expulsée très rapidement sans entraîner avec elle une part importante des constituants cellulaires; le facteur d'imbibition du cytoplasme ne doit donc jouer qu'un rôle secondaire dans l'interprétation des variations de la perméabilité. RUNNSTRÖM a également admis l'existence d'une structure en réseau dans le cytoplasme.

Dans certaines conditions expérimentales (chaleur, action prolongée du radium), on peut provoquer la gélification du réseau. Les oocytes placés dans la solution hypotonique forment alors un réseau qui a le même aspect morphologique que dans les conditions normales, mais dont les particules lumineuses sont immobiles par suite d'une gélification du substrat. En pareil cas, la pénétration de l'eau se fait plus difficilement et les mailles du réseau restent petites, même à la périphérie de l'œuf. Le volume d'équilibre osmotique avec le milieu extérieur est atteint beaucoup plus lentement que chez les témoins; il peut même être notablement inférieur à celui observé normalement dans les conditions de l'expérience. Bien qu'à première vue on semble avoir affaire à une imperméabilisation de l'œuf ainsi qu'à une diminution de l'élasticité de la membrane, il s'agit en réalité d'une action directe sur le cytoplasme et plus spécialement sur le milieu fondamental dont la viscosité est considérablement accrue et qui s'oppose, par résistance mécanique, à la pénétration de l'eau.

Dans le cas de l'oocyte de Pholade, par conséquent, l'aspect du réseau qui se forme dans les solutions hypotoniques et la persistance du mouvement brownien des particules semblent montrer que l'on a affaire à une phase colloïdale liquide qui constituerait le milieu fondamental de la cellule. Dans ce cas particulier, il semble donc que c'est la première des hypothèses proposées par VLÈS (l'œuf-pâte) qui doit être adoptée.

En est-il de même après la maturation? Lorsque la vésicule germinative se rompt, on n'observe pas de modification apparente du cytoplasme auquel s'est mélangé le suc nucléaire, et le mouvement brownien des particules ne semble pas modifié. Dans les solutions hypotoniques, la vitesse de pénétration de l'eau dans les œufs maturés et dans les oocytes est la même et les courbes de gonflement sont superposables dans les deux cas. Mais l'examen sur fond noir montre que, dans les œufs maturés, il ne se forme pas de réseau visible et que l'eau se mélange au protoplasme par imbibition simple : on observe une dilution du cytoplasme, une raréfaction du nombre des particules lumineuses par unité de volume; le mouvement brownien est conservé. La maturation de l'œuf a-t-elle déterminé un changement de phase du cytoplasme, de telle sorte que l'on se trouverait dorénavant en présence d'une structure voisine de celle de l'« œuf-gel » proposée par VLES? Il est difficile de conclure de façon formelle dans ce sens, et ceci d'autant plus que l'observation du mouvement brownien permet d'éliminer l'hypothèse d'un accroissement notable de la viscosité.

Quel que soit le point de vue que l'on adopte à ce sujet, il n'en reste pas moins certain que la rupture de la vésicule germinative et la diffusion du suc nucléaire dans le cytoplasme jouent un rôle important dans la physiologie ultérieure de l'œuf et dans son comportement vis-à-vis des agents extérieurs. Comme nous l'avons signalé précédemment, cette conclusion est conforme à l'opinion émise déjà par plusieurs auteurs. Mais dans le cas particulier de l'œuf de Pholade, il convient de dissocier les propriétés de la membrane (perméabilité aux colorants vitaux, vitesse de pénétration de l'eau) qui ne semblent pas être modifiées, de celles du cytoplasme qui deviennent très différentes. Parmi ces dernières, il y a lieu de souligner la modification qui se produit dans la polarité physiologique : tant que la vésicule germinative est intacte, l'observation met clairement en évidence une plus grande perméabilité du pôle végétatif; après la rupture, ce gradient physiologique ne s'observe plus. Il y a lieu de suggérer qu'au moment où la membrane nucléaire disparaît, ce gradient joue un rôle dans la migration du fuseau vers le pôle animal, et de rapprocher ces faits de ceux observés par PASTEELS lors de la dépolarisation de l'œuf de Pholade, soit spontanément, soit sous l'influence de solutions calciques : dans ce cas, en effet, la figure mitotique de maturation n'émigre pas vers le cortex, mais reste située dans les couches profondes du cytoplasme.

RÉSUMÉ

1. Étude morphologique à l'ultramicroscope des caractéristiques de l'œuf de Pholade, avant et après maturation.

2. Comportement des œufs de Pholades (oocytes immatures, œufs vierges entrés en maturation, œufs fécondés) placés dans des solutions hypotoniques d'eau de mer diluée à des degrés variables. Analyse des courbes de gonfle-

ment et des conditions de rupture de la membrane. Examen à l'ultramicroscope des conditions de pénétration de l'eau; mise en évidence d'une structure en réseau et d'un gradient de polarité chez l'oocyte immature, caractéristiques qui disparaissent après maturation.

3. Étude à l'ultramicroscope des variations de la couche corticale chez les œufs vierges et après fécondation. Démonstration d'une absence de parallélisme entre ces variations et celles de la perméabilité.

4. Études de l'action préservatrice du cyanure sur la réaction des œufs vierges et fécondés placés en milieu hypotonique. Étude de son influence sur la structure du cytoplasme et en tant qu'inhibiteur des cytolyses.

5. Mise en évidence de la toxicité du rouge neutre qui, sans modifier la vitesse de pénétration de l'eau, altère considérablement la structure du cytoplasme telle qu'elle est visible à l'ultramicroscope.

6. Dissociation des phénomènes qui relèvent directement de la membrane (vitesse de pénétration de l'eau, perméabilité aux colorants vitaux, propriétés élastiques et résistance mécanique de la membrane en ce qui concerne la cytolyse en solution hypotonique) et de ceux qqui dépendent exclusivement de la structure du cytoplasme (gradient de polarité, liaison de l'eau avec le cytoplasme) et varient lors de la maturation.

Laboratoire d'Embryologie
et Centre des Tumeurs de l'Université de Bruxelles.

BIBLIOGRAPHIE

DALCQ, Arch. Biol., 1923, 33, 79; 1925, 34, 507.

— *Les bases physiologiques de la fécondation et de la parthénogénèse* (Presses Univ. France), 1928.

DORFMAN, Protoplasma, 1932, 16, 56.

HEILBRUNN, Biol. Bull., 1920, 38, 317; 1925, 49, 461.

HOBSON, Journ. Exp. Biol., 1932, 9, 69.

HERLANT, Arch. Biol., 1920, 30, 517.

JUST, Protoplasma, 1928, 5, 97.

KONOPACKI, Arch. f. Entw. Mech. d. Org., 1918, 44.

LILLIE, Amer. Journ. Physiol., 1912, 30, 1; 1916, 40, 249; 1918, 45, 406; Journ. Exper. Physiol., 1916, 21, 369; Science, 1918, 47, 147.

LOEB, Arch. ges. Physiol., 1906, 113, 487; Bioch. Zeitschr., 1910, 29. 80.

MC CUTCHEON et LUCKE, Journ. Gen. Physiol., 1926, 10, 659; 1928, 11, 129; 1929, 12, 571.

PAGE, Brit. Journ. Exp. Physiol., 1929, 6, 219.

PASTEELS, Arch. Biol., 1930, 40, 247.

RUNNSTRÖM, Acta Zoologica, 1923, 4, 281; 1924, 5, 345; Protoplasma, 1928, 4, 388.

OBSERVATIONS AND EXPERIMENTS ON SEX-CHANGE IN THE EUROPEAN OYSTER, *OSTREA EDULIS* L.

PART V

A simultaneous study of spawning in 1927 in two distinct geographical localities

BY

J. H. ORTON (Plymouth and Liverpool).

CONTENTS

	Page.
INTRODUCTION	999
Methods	999
The weather of 1927	1000
General observations on spawning and sex	1001
I. THE BLACKWATER OYSTER BEDS	1003
Categories of oysters with young	1003
Significance of the sampling	1006
Seasonal variation in percentage of potential females	1007
Rate of development of the incubated young	1008
Percentage of the population spawning as females in 1927	1008
The incidence of spawning in relation to sea-temperature level	1012
The peak and cessation of spawning	1013
Summary of spawning in relation to temperature variation	1016
II. THE FAL ESTUARY (TRURO LAKE) OYSTER BEDS	1016
Categories of oysters with young and seasonal variation in percentage of potential females	1016

Page.

Sea-temperature variation on the Fal Estuary oyster beds 1023
The incidence of spawning in relation to temperature level 1026
The peak and cessation of spawning 1030
Summary of spawning in relation to temperature variation 1031
Incomplete spawning and incomplete fertilisation in relation to the spawning stimulus... 1032
Abortive spawning 1034

III. Comparison of spawning phenomena on the Blackwater and Fal Beds ... 1034
Incidence of spawning... 1034
Seasonal course of spawning 1035
Percentage of oysters blacksick 1035
Percentage of potential females in the population 1038
Total percentage with young 1040
Percentage with colourless shelled embryos 1040
Spawning in relation to tidal phases 1040
Rate of development of egg to veliger in oysters in the sea 1044
Period of incubation of young 1046

IV. Discussion on sex-change in oyster populations 1046

General discussion 1049

Summary 1054

Acknowledgments 1055

References 1056

INTRODUCTION

The research herein described was carried out under the auspices and as part of the programme of research of the Marine Biological Association of the United Kingdom, to whom through the Director, Dr. E. J. Allen, I am indebted for permission to dedicate this work to our distinguished and honoured French colleague Professor Paul Pelseneer from whose labours I and many other naturalists at Plymouth derived inspiration and advantage.

During the year 1927, in continuation of a series of researches extending from 1920, a study was planned and made of the spawning of the European or flat oyster, *Ostrea edulis* L, in two widely separated localities in England, namely the Fal Estuary on the South coast and the more northerly situated Blackwater Estuary on the East coast. These are the two chief producing beds in England. At the same time more or less continuous records of sea-temperature were obtained on and about the respective oyster beds. A comparison can therefore be made of the correlation between temperature and spawning in these localities. It has already been shown (Orton, 1928) that owing to the insular position of the Blackwater Estuary the temperature range is there greater than in the upper Fal Estuary where a deep channel admits water, especially at the spring tides, direct from the English Channel. In summer this Channel water is cooler than the estuarine and in winter warmer.

By the permission and courtesy of the Truro River Committee samples of oysters were dredged throughout the closed (summer) season and examined generally on the beds in a temporary laboratory on the day the oysters were captured, but sometimes at Plymouth or West Mersea.

Samples of oysters were purchased regularly from the Blackwater beds by permission of the West Mersea and Tollesbury Native Oyster Co. : some of these were examined on the beds, but most were dispatched to Plymouth. Frequent travelling between Plymouth, Truro and West Mersea was necessary in order to examine all material as speedily after removal from the sea as was possible, and to secure temperature readings on the Fal beds where few previous records had been made. Regular temperature observations had been established at West Mersea for some years.

Methods.

In the collection of samples an endeavour was made to obtain at least one sample of 100 oysters per fortnight from each of the main sections of the Blackwater beds (West Mersea), each sample being carefully recorded. Unfavourable winds and scarity of oysters interfered a little with this plan but valuable material was obtained for the purpose of comparing the spawning behaviour of oysters from different habitats in this locality.

On the Truro grounds an effort was made to obtain *weekly* samples of about 100 oysters from each of the four main well-marked local beds. In all some 10,000 oysters were examined from the Truro beds and 5,000 from the Blackwater beds, and almost all of them were dredged. Material was examined continuously from the Truro beds from June to November, but cessation of dredging operations on the Blackwater beds deprived me of samples from August 19 to September 4 and samples were unobtainable from the beds between September 18 and October 3.

The sex-physiological condition of every oyster was noted and recorded in one or other of the 30 categories listed in Orton, 1928, p. 401. In this paper only the ripe or ripening females and those individuals carrying embryos or larvae will be noted, i.e. categories 0, 1, 2, 3; 4, 6 and 8. Other aspects of the study will be dealt with one by one in the future.

The methods employed in the study of temperature variation over these beds has been discussed in relation to rhythmic periods in shell growth and fattening in this species (Orton, 1928), and the monthly means of 5 years observations on the Blackwater beds are given in Orton and Lewis (1931).

A Chart of the oyster grounds on the Fal is given in (Orton, 1928, fig. 2), and of the Blackwater grounds in (Orton and Lewis, 1931, fig. 2); both are reproduced here by permission of the Council of the Marine Biological Association.

Salinity variations were investigated and are discussed with the environmental variations in the study on shell-growth (Orton, 1928, p. 394).

The weather of 1927.

The importance of temperature in relation to breeding in marine molluscs is stressed and summarized by Pelseneer (1935). In a study on the breeding of marine animals (Orton, 1920) the present writer arrived at the conclusion that normally *O. edulis* begins to spawn throughout its geographical range when or soon after the sea-temperature in its annual cycle of changes rises above about 15°-16° C, and moreover that this oyster *may* continue to spawn throughout the summer so long as the temperature remains above this level. It is known empirically that in a warm spring spawning will begin earlier than in a cold spring. It is manifest therefore that the weather must play an important role in the phenomenon of spawning, and the kind of weather experienced in 1927 is an important factor in the present study in its relation to normality, especially during the spawning period.

In the summary for the year 1927 the English Meteorological Office Report (1928) describes the general conditions as « a wet year with a dull and wet summer,... the outstanding features being the persistent rain, thunderstorms, floods and lack of sunshine during the summer months and early autumn,

June-September inclusive, and the excessive wetness of the year as a whole. To find a summer which in respect of persistent wetness and lack of sunshine can compare with that of 1927 it is necessary to go back to the black year of 1879. » Conspicuous general features of the seasonal variation in temperature during 1927 were « January on the whole mixed...; February; monthly mean temperatures being mostly about or above the normal; March unusually mild : in April the mean temperature was above the normal in most English districts. Unusually severe ground frost for the time of the year occurred during the last week of the month. May on the whole was warm in the South. Unusually severe ground frost for the time of the year occurred during the night April 30 to May 1. Unusually high temperatures were recorded during the period 4th. to the 9th. Low day temperatures occurred generally on the 10th. and 11th. and the 27th. and 28th. June was decidedly cold... Frost occurred in many districts during the early part of the month and some remarkably low screen temperatures for the time of the year were recorded between the 9th. and 15th. An exception to the generally low temperatures occurred on the 16th. 17th. and 18th; on the 16th. maxima in England generally exceeded 75°F at inland stations, a maximum of 85°F being recorded at London on this day. The mean temperature for July was above normal..., in the western districts of England and Wales and about normal elsewhere. Monthly mean temperatures in August generally showed little divergence from the normal, the warmest days occurred at the beginning and end of the month... During the first few days of September temperature was above the normal..., but the mean temperature being 1° to 2°F below normal in all districts. The mean temperature for October was above normal in all districts... but during the third week lower temperatures (occurred) with severe frost about the 21st. Unusually high temperatures exceeding the highest on record for November at many stations were recorded during the first few days of the month, maximal temperatures of 60°F and above being recorded widely on the 2nd. and 3rd. On the 5th. temperatures began to fall and from the 7th. to the 14th. extremely cold wintry weather prevailed. »

These general observations afford a valuable criterion of probable local variation in sea-temperature conditions since it has been shown that in estuarine waters generally sea-temperature follows mean air-temperature with little or no lag-period (Orton, 1924, fig. 2, Orton, 1934, fig. 4) and that in such insular situations as the creeks and shallow waters of the Blackwater Estuary mean sea-temperatures remain above mean air-temperatures during most of the year and in close direct relationship.

General Observations on Spawning and Sex.

By spawning is meant the extrusion of ripe eggs or sperm from the genital aperture. As *O. edulis* incubates its ova in the mantle cavity until a free-living

larval stage is attained, observation of the act of spawning in females is almost impossible. Normal extrusion of the larvae occurs after a variable period of incubation, but this extrusion or liberation of larvae is not a true spawning act and may be distinguished from the latter by the designation larval liberation.

The time and/or date at which a female-functioning oyster has spawned can be determined approximately by noticing the stage of development of the embryos or larvae, the sequence of whose development has been determined experimentally (Orton, 1922, 1927*a*, 1933 and Spärck 1924). It can be presumed that male-functioning oysters expel their sperm to the exterior as high percentages of mature males occur at the begunning of the spawning season and afterwards decline; morover one individual has been observed definitely to spawn in the laboratory in this way; partial spawning has been observed in others. No-one has yet described liberations either of larvae or male spawn from observations in the sea.

In dredged samples of oysters, individuals with eggs in one- to eight- celled stages are not infrequently found within a period of a few hours after capture, and especially after storage in a warm place overnight. There can be no doubt that most of these have spawned unnaturally or prematurely. Individuals which have spawned under these conditions are classed as « premature » spawners or « forced » spawners. It is not unlikely however that most of such spawners are ripe individuals almost ready to spawn under natural conditions on being subjected to the appropriate stimuli. The stimulus or stimuli which cause spawning are not definitely known but are discussed by the writer (1926); the subject will de dealt with again at a later date.

The problem of sex has been dealt with in a former paper (Orton, 1933). The results of many years work lead to the conclusion that while high percentages occur of individuals which are predominantly female and function as such it is probable that pure females, that is, individuals which are entirely egg-bearing, are relatively rare on English beds. But purity in femaleness is largely dependent upon environment (*loc. cit.*) and possibly greater purity of females occurs normally on the Blackwater than on the Fal Estuary beds. Since the environment may vary from year to year it is inadvisable to make too sweeping assertions. Pure males are far more common on English beds than pure females, especially before and after the breeding season. At the begunning of the spawning season a high percentage (i.e. 40 to 50 %) of fully ripe males is normal. Femaleness is often superimposed rapidly upon a good male condition in the early part of the spawning season. It has been shown experimentally (*loc. cit.*) that such hermaphrodite individuals spawn their eggs, but without doubt produce fewer larvae than fuller females.

Intersexes or hermaphrodites therefore occur not uncommonly (Orton, 1926, 1928), with a variety of proportion of eggs and sperm; nevertheless such individuals probably mostly function as females.

It has been shown experimentally that female functioning individuals develop normally and rapidly into males from the *instant* of egg-spawning (Orton, 1927 *a*). This sex-change is very definite and affords a *point d'appui* for all experiments on sex-change in individuals. It occurs at all ages. The return from the male to the female stages has also been demonstrated experimentally (Orton, 1933) but this change of sex is probably entirely dependent upon external conditions. It may occur within a year or less or be delayed, if nutritional conditions are not good (*loc. cit.*).

The initial sex-condition in *O. edulis* is almost certainly maleness, but satisfactory proof of this point is very difficult to obtain (Orton, 1922). From the initial condition sex alternates throughout life as indicated above to an advanced age (Orton, 1933).

Fertilisation almost certainly always occurs in the oviduct as Hoek deduced long ago (1883). But it is still a matter of conjecture to what extent cross-fertilisation occurs. Since females on English beds nearly always carry some sperm morulae amongst the eggs, self-fertilisation will nearly always be possible. On the other hand pure males undoubtedly exist and spawn, and Hoek has described accumulations of sperm in diverticula of the renal duct of egg-bearing individuals. These sperm may be either collections from the individual itself or from some other individual so far as we know at present. Researches on this important aspect of oyster-culture are difficult but are urgently needed. It is clear therefore that self-fertilisation may occur; whether cross-fertilisation actually occurs is not known, but is biologically probable.

I. — BLACKWATER OYSTER BEDS

Categories of oysters with young.

The oysters examined from the Blackwater Oyster Beds varied in age from about 4 to 6 years old but were mainly about 5, being mainly 2 $^1/_2$ to 2 $^5/_8$ inches (=56 to 69 mm.) in mean diameter but with the deep heavy shells typical of this locality.

Experience had proved that spawning may begin in this locality about or after the middle of May and when the sea-temperature attained a level of about 15-16°C. A trial sample was examined on May 6 and no oyster found in spawn. Work on the beds was begun on May 25 when out of 1103 individuals dredged the previous day and stored overnight in a pit, two oysters were found oozing embryos from the shell in the 4-celled stage. Among 101 dredged on the 25th. and opened at once none were found in spawn, nor in similar samples dredged on the 26th and 30th. It was clear that spawning had not begun and that the two individuals which had been retained in the pits overnight on the 24the and extruded 4-celled embryos were in all probability premature or forced spawners. These are shown in Table 1, column 4, as premature spawners,

TABLE 1. — Blackwater Oyster Beds, 1927. — Percentages of various categories of mature female-functioning oysters, **O. edulis**, for periods (mainly weekly) beginning on the dates of the moon's quarters.

Date Week beging moon's quarters		Nº of oysters examined	Sea-Temp. in ºF (*)	Oysters carrying embryos or larvae					Total with embryos or larvae	Total ripe or nearly ripe unspawned females	Total females (All categories	Standard (**) % error of sampling of total females (11) ±
				Premature? White-sick	Embryos & larvae normal White-sick	Shelled No colour Greysick	Total columns 5 & 6	Coloured or Black-sick				
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
May	5	50	55.7	0	0	0	0	0	0	—	—	—
	24	303	57.4	0.7	0	0	0	0	0.7	37.6	38.3	2.69
●	30	831	59.4	1.8	1.9	0.5	2.4	0	4.2	28.9	33.1	1.63
June	7	412	60.2	4.1	5.3	1.9	7.2	4.4	15.7	26.0	41.7	2.43
○	15	309	60.6	6.1	2.9	3.6	6.5	12.9	25.5	17.9	43.4	2.82
	22	416	58.4	3.1	0.5	4.6	5.1	5.0	13.2	15.9	29.1	2.23
●	29	517	61.2	3.1	0 4	4.4	4.8	6.0	13.9	19.4	33.3	2.07
July	7	305	65.6	6.6	1.6	1.6	3.2	8.5	18.3	16.5	34.8	2.73
○	14	456	62.6	0.4	0.7	2.0	2.7	7.2	10.3	13.6	23.9	2.00
	21	207	63.5	2.4	2.4	1.4	3.8	5.3	11.5	8.8	20.3	2.80
●	28	203	65.6	3.0	2.5	1.0	3.5	3.4	9.9	8.8	18.7	2.74
Aug.	5	102	67.2	1.0	0	2.0	2.0	2.9	5.9	6.8	12.7	3.30
○	13	104	65.0	0	0	1.9	1.9	2 9	4.8	2.9	7.7	2.62
	19	—	63.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
●	27	—	61.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sept.	4	—	63.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
○	11	385	59.8	0	0	0	0	0.8	0.8	1.3	2.1	0.73
	18	—	58.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
●	25	—	54.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oct.	4	132	54.2	0	0	0	0	0	0	1.5	1.5	1.06
○	10	101	54.0	0	0	0	0	0	0	4.0	4.0	1.94
	17	102	51.8	0	0	0	0	0	0	3.9	3.9	1.92
●	25	—	53.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Nov.	2	—	53.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
○	9	—	43.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	16	111	43 9	0	0	0	0	0	0	8.1	8.1	2.59
Total		5046	Aggregate %		18.2	24.9	43.1	59.3				

(*) Weekly means of readings daily at H. and L. W. excepting Sundays for the dates in column 1.

(**) Calculated on the formula : $\frac{100}{n}\sqrt{\frac{a(n-a)}{n}}$. See Fisher, 1928. Where n = number of individuals in the sample and a = number of females in the sample. I have to thank Mr G. M. Spooner and Mr E. Ford for this simplification of the full formula.

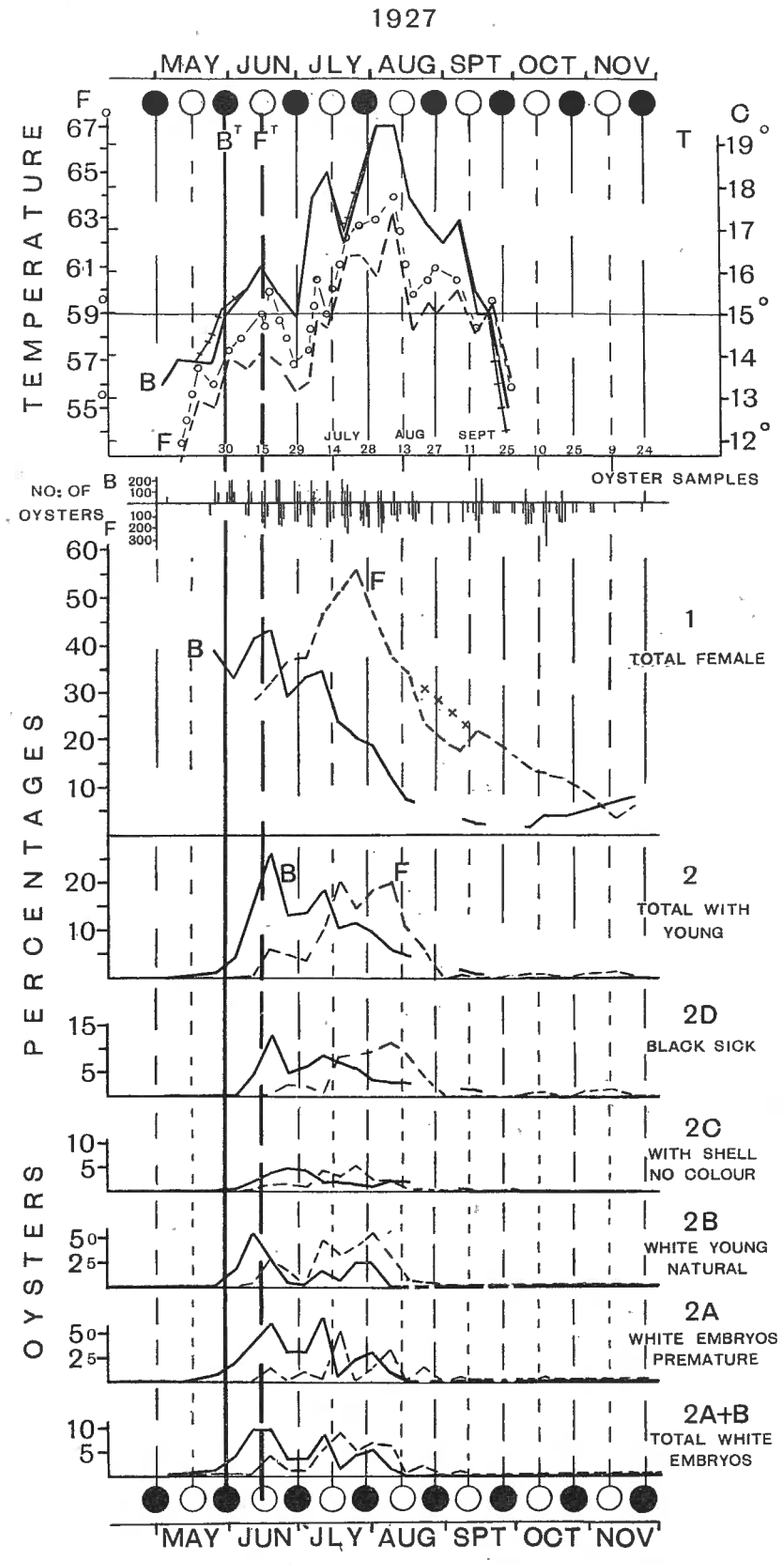


FIG. 1. — Data regarding the oyster beds in the Blackwater Estuary (B) and Truro Beds, Fal Estuary (F) for 1927 regarding: sea-temperature, T, size, date, and frequency of oyster samples examined, and mean group percentages (for mainly weekly periods beginning on dates of the moon's quarters) of 1, total female; 2, total with young; 2D, blacksick, 2C greysick; 2B, normal whitesick; 2A, premature (?) whitesick, and 2A+B, total whitesick.

The temperature records, T, given by the continuous thick-lined graph (B) are means for high and low water on the Blackwater; low water readings for this locality are given by the thin continuous line with short cross-strokes. Short period-means (i.e. a few days) and isolated daily readings for the River Station, Fal Estuary, are given by the broken-line graph with circles, and for the oyster banks by the plain broken-line. Vertical lines drawn from the origin of the respective graphs for normal whitesick for the Blackwater and Fal cut the corresponding temperature graphs at about the level of 59° F = 15° C.

as are all similarly spawning individuals. It was found that the proportion of premature spawners is often high in samples dispatched by rail to a distant destination. Whenever samples were examined either on the beds within a few hours of dredging or later, the state of development of all young embryos was determined microscopically. It was then possible to decide in most cases whether the spawning had occurred in the sea naturally, or subsequent to dredging, and in that case in all probability prematurely. All categories are given in mean percentage. Natural spawners are recorded in colums 5, 6 and 8 of Table 1. Oysters with segmenting embryos or trochospheres are shown in column 5; those with larvae which had developed more or less shell but no colour in the body in column 6, and those with shelled larvae with bodies coloured from slate to black in column 8.

The mean percentage of mature individuals with abundant ripe or nearly ripe eggs in the gonad are recorded in column 10, ond the percentage total of all mature female-functioning oysters, including those which are carrying embryos or larvae and those ready or almost ready to spawn, is given in column 11.

In all some 50 samples of 100 oysters were examined at different dates which have been grouped in Table I in weeks beginning on the date of the moon's quarters. Every sample was analysed macro- and micro-scopically into the categories shown in Table I, and some 20 other categories which will be dealt with later. 43 samples were examined between May 25 and August 17, but cessation of work on the beds then prevented examination of further samples until September 13 and also after September 15 until October 4.

The percentage of the classes denoted in colums 4 to 11 of Table 1 are plotted in fig. 1. In addition the classes « premature » and « normal white embryos and larvae » are plotted together in fig. 1 as 2 A + B.

Significance of the sampling.

The samples consisting of 100 to 831 individuals per week may be taken to represent the state of the population of the locality *or* localities *approximately* at the dates they were taken. They are grouped for weeks beginning on the date of the moon's quarters in Table 1 (p. 1004) and in periods centred on the dates of the moon's quarters in Table 2 (p. 1009). The succession of weekly samples increases the probability that the samples are representative of seasonal changes; while the alteration in the proportions of the different categories recorded as mean percentages — notwithstanding the range of variation in frequency observed — (Table 3, p. 1011) offers a test of the degree to which the samples represent the population and the change in sex-condition. The recurrence of similar general breeding phenomena in successive years to those recorded in Table 1 (see fig. 4, p. 1048) also adds to the probability that the

observations offer an approximate picture of the sequence of changes in the population during the spawning season. No attempt is made in the present paper to analyse the results statistically, and only a broad comparison is made of the spawning in the two geographical localities. Evidence has emerged in the course of the investigation to indicate that the population examined on the Fal is not homogeneous.

On the Blackwater it seems probable that the populations of the various local beds are more homogeneous than those on the Fal : local differences in spawning behaviour of populations will be dealt with later.

Whatever may be the difference in local populations in one geographical locality, the comparison of the spawning behaviour in the two geographical localities as a whole brings out distinct and striking differences.

The difference in the sequence of spawning in the two main sets of populations on the Fal renders it desirable to draw at this stage only somewhat broad statistical generalisations from the results obtained. This is a pioneer study and will, without doubt, lead to improvements in the method of study as the factors conducing to a homogeneous population become better known.

Seasonal variation in percentage of potential females.

From Table 1 (p. 1004) and fig. 1, B (p. 1005), the following deductions may be made. The mean percentage of females ranges about 40 % at the beginning of the spawning season in June (see also Table 3). During June there occurs a diminution in the percentage correlated with a fall in temperature and during July a rise in the percentage correlated with a rise in temperature. The diminution is probably real due to evacuation of larvae by early spawning females and cessation of female production and the rise in early July is significant as it occurs with the observed superimposition of rapidly developing female phases upon a variety of male conditions, and the standard error of sampling as a percentage is small. After the middle of July the percentage of females diminishes gradually to the end of the spawning season when only about 2 % remain unexpended. Corroborative evidence will be given later that these results are statistically reasonable. In October-November a slight increase in total females occurs as has been observed on other occasions (See fig. 4, p. 1048).

The individuals in which a female phase is being rapidly superimposed on maleness can be recognised macro- and micro-scopically; they occur in fair proportion, and have been referred to a special category to be dealt with later along with other types.

It is now clear that a definite seasonal cycle of change occurs in the production and expenditure of females on all types of oyster bed (See Table 9, p. 1036, fig. 1 and p. 1046). Females begin to develop *mainly* in the pre-spawning period and especially in the spring, and reach a maximum proportion some time after the onset of the spawning season; they spawn and disappear as such

from the population, while others are maturing. Although the production reaches a maximum about mid-summer, it may continue at a diminishing rate afterwards; during the later part of the spawning season the females are more or less gradually expended as they mature to reach a minimum about August or later, according — as will be shown — to the hydrographic characters of the particular oyster-bed and season.

Rate of development of the incubated young.

From observations and experiments made on the rate of development of oyster embryos and larvae by the writer (1926, p. 217 and 1927, p. 996) and Spärck (1924, p. 46) the following phases and approximate times may be allocated for the successive stages of development.

O. edulis extrudes white ova and retains and incubates them in the mantle cavity. So long as the ova and later developmental stages remain white the parent is said to be whitesick, when the larvae later become grey the term greysick is applied, and when these in turn become coloured in various hues from lilac to black, the parent is blacksick. The rate of development varies with temperature, but the following times may be regarded as approximately normal for English oyster-beds.

The embryos remain white for about 3 to 4 days; reaching the morula and early blastopore stage in about 20 hours; an elongate heart-shape, but not ciliated, stage in about 2 days; and becoming ciliated trochospheres in about 3 days. The colour begins to change at about 3 to 4 days to grey when the rudimentary shell appears. The grey stage is passed rapidly, while the trochosphere develops into a veliger and the shell attains a length of about 150 μ during the fourth or fifth day. On the 5th or 6th day the larvae become coloured by the development of pigment in the digestive gland. The coloured larva continues to develop and grow in the parent for a further period of a few days when the shell may acquire a length of 170 to 200 μ before being extruded.

The whitesick stage is thus normally of about 3 to 3 ½ days duration, the grey shelled stage about 1 ½ to 2 days or less, and the blacksick stage of variable duration, probably 4 days (Orton, 1926, p. 224) or less (Spärck, p. 46). It seems probable that the oyster larva becomes fully developed normally *in the sea* in a period of 6 or 7 days and is expelled at an age between 7 and 10 days (Orton, 1926, p. 217).

Percentage of population spawning as females in 1927.

In the samples from the Blackwater in 1927 (See Table 1) coloured larvae were not found (See fig. 1, 2D) until the week beginning June 7, and in the following week occurred in the maximum percentage of 12.9 of the population. Afterwards the percentage fluctuates around 5 to 8.5 until July 28 when the

percentage fell to 3.4, and diminished afterwards until the small figure of 0.8 is found about September 14. The higher figure 8.5 again corresponds with the secondary maximum already noted in the graphs 1 and 2, fig. 1. None occur from October 4 to 19 and none were found in one sample examined on November 23.

TABLE 2. — Blackwater Estuary, 1927. — Percentages of various categories of mature female-functioning oysters, **O. edulis**, in samples grouped to give maximal intervals between groups, and fortuitously, mainly centred on dates of moon's quarters.

Dates of Moon's quarters		Period.	No. of oysters examined	Categories with young							
				Whitesick Prem.		Whitesick normal		Greysick		Blacksick	
				No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
May	24	20 — 27	303	2	(0.7)	0		0		0	
●	30	28 — 3	814	15	(1.8)	16	(2.0)	4	(0.5)	0	
June	7	4 — 11	311	12	(3.9)	20	(6.4)	7	(2.3)	7	(2.3)
○	15	12 — 18	307	10	(3.3)	10	(3 3)	9	(2.9)	33	(10.7)
	22	19 — 25	306	22	(7.2)	3	(1.0)	18	(5.9)	22	(7.2)
●	29	26 — 3	415	5	(1.2)	0	(0.0)	27	(6.5)	22	(5·3)
July	7	4 — 10	311	16	(5.1)	2	(0 6)	0	(0.0)	26	(8.4)
○	14	11 — 17	305	20	(6.6)	5	(1.6)	5	(1.6)	26	(8.4)
	21	18 — 24	558	5	(0.9)	3	(0.5)	9	(1.6)	41	(7.3)
●	28	25 — 1	105	2	(1.9)	5	(4.8)	3	(2.9)	3	(2.9)
Aug.	5	2 — 9	306	7	(2.3)	5	(1.6)	4	(1.3)	10	(3.3)
○	13	10 — 15	—	—	—		—		—		—
	19	16 — 23	104	0		0		2	(1·9)	3	(2.9)
●	27	24 — 31	—	—		—		—			—
TOTALS			4145	116		69		88		193	
Aggregate % 's . . .					34.9		21.8		27.4		58.7
							49.2				

The percentage of oysters with coloured larvae is the product of the percentages of those carrying younger larvae or embryos in about the preceding 5 or 6 days, and since the common interval between groups of samples is 5 to 7 days (see Table 3, p. 1011) it is seen that roughly the total of all oysters car-

rying embryos or non-coloured larvae in one weekly period should recur in the total carrying only coloured larvae in the following week. By comparison of columns 7 and 8 in Table 1, a rough correspondence is seen, but those in the former are on the whole less. The figures in column 7, however, do not include oysters presumed to have spawned prematurely. If columns 4, 5 and 6 be added together the total is on the whole somewhat higher than the percentage with coloured larvae in the following week. It is probable therefore that some of the oysters presumed to have spawned prematurely would have spawned naturally if they had remained undisturbed on the beds. The correspondence of percentage with early young in one week with older (coloured) young in the following week is sufficiently clear to be significant. It is possible although improbable that in some weeks the coloured larvae were retained longer than 5 or 6 days and therefore appear twice in the totals. On the other hand some may have been extruded before sampling occurred. These two sources of error probably balance to a considerable extent, except at the warmest periods when both development and extrusion is speeded up, and in the colder periods when the larvae are retained longer. On the whole the correspondence is reasonably good when considered in relation to all factors including variance in sampling. Adding up the totals of percentages with coloured larvae in column 8, Table 1, we obtain the figure 59.3 which represents approximately the mean percentage of the population which spawned as females from May 30 to September 11, since coloured larvae may be presumed to be evacuated in the interval between the groupings of the samples; any error likely to arise in this connection in this period of spawning would be slight. Moreover, there are good grounds for assuming that the populations examined are homogeneous or sub-homogeneous in spawning behaviour. A second independent estimate of the approximate percentage of the population functioning as female may be made from the maximum mean percentage of total females in any one week, and on the permissible assumption that individuals carrying coloured larvae extrude them in less than one week. In the week June 15, Table 1, 43.4 % of the population were female functioning and prior to that date 4.4 % were found with coloured larvae, giving a total to date of 43.4 + 4.4 = 47.8 % female. In the following week 5 % were blacksick but as they were younger in the previous week, they are not counted. In that week the total female reaches the first minimum of 29.1 %. In the week beginning June 29, 6 % blacksick occur and the percentage of females has risen to 33.3. In the following week a second maximum of females occurs, namely 34.8 %, including 8.5 blacksick. It has been noted that fresh acquisition of femaleness occurs in this period, and that this maximum is a real one, and not due to vagaries of sampling. In the interval between the minimum percentage of females (June 22) and the attainment of the new maximum 34.8 % (July 7) 6 % blacksick have been produced and dissipated and the percentage of females has been increased

TABLE 3. — Blackwater Estuary 1927. — Percentage frequencies of (4) recently normally spawned, 8a ripe or ripening unspawned female, and 8a plus prematurely spawned (= 8b) oysters (**O. edulis**) in samples grouped to give maximal time intervals (fortuitously in weeks centred on moon's quarters).

Periods centred on moon's quarters	Dates of samples (ca. 100 each)	Interval in days	% frequency of whitesick and greysick combined	Percentages (4)			8*a* % frequency of ripe and ripening unspawned females 8*b* do + % prematurely spawned $8 = \frac{8a}{8b}$	Percentages (8)		
				min.	max.	mean		min.	max.	mean
1	2	3	4	5	6	7		9	10	11
May 20–28	25, 25, 26	4	0, 0, 0	0 0	0.0	0.0	$\frac{43.7}{45.6}$, $\frac{33.0}{33.0}$, $\frac{36.0}{36.0}$	$\frac{33.0}{33.0}$	$\frac{43.7}{45.6}$	$\frac{37.6}{38.2}$
28– 3	30, 31, 31, 1, 1, 2, 2, 3	5	0, 0.9, 1.0, 3.9, 1.0, 2.9, 5.0, 5.0	0.0	5.0	2.5	$\frac{42.0}{42.0}$, $\frac{27.1}{27.1}$, $\frac{31.0}{33.0}$, $\frac{20.4}{28.2}$, $\frac{24.0}{24.0}$, $\frac{28.8}{28.8}$, $\frac{28.0}{28.0}$, $\frac{31.0}{36.0}$	$\frac{20.4}{24.0}$	$\frac{42.0}{42.0}$	$\frac{29.0}{30.9}$
June 4–11	8, 8, 9	5	5.8, 10.7, 9.6	5.8	10.7	8.7	$\frac{29.8}{37.5}$, $\frac{24.3}{25.2}$, $\frac{27.9}{30.8}$	$\frac{24.3}{25.2}$	$\frac{29.8}{37.5}$	$\frac{27.3}{31.2}$
12–18	14, 15, 15	6	3.0, 8.6, 6.9	3.0	8.6	6.2	$\frac{21.8}{26.7}$, $\frac{16.2}{20.0}$, $\frac{25.7}{26.7}$	$\frac{16.2}{20.0}$	$\frac{25.7}{26.7}$	$\frac{21.2}{24.5}$
19–25	21, 22, 22	6	3.9, 5.0, 11.8	3.9	11.8	6.9	$\frac{11.7}{25.2}$, $\frac{16.8}{21.8}$, $\frac{11.0}{13.7}$	$\frac{11.0}{13.7}$	$\frac{16.8}{25.2}$	$\frac{13.2}{20.2}$
26– 3	28, 28, 30, 29	6	1.9, 1.9, 5.7, 17.0	1.9	17.0	6.6	$\frac{14.2}{17.9}$, $\frac{21.5}{22.4}$, $\frac{15.1}{15.1}$, $\frac{19.0}{19.0}$	$\frac{14.2}{15.1}$	$\frac{21.5}{22.4}$	$\frac{17.5}{18.6}$
July 4–10	5, 5, 6	6	0, 1.9, 0	0.0	1.9	0.6	$\frac{24.5}{33.3}$, $\frac{19.0}{20.0}$, $\frac{19.2}{25.0}$	$\frac{19.0}{20.0}$	$\frac{24.5}{33.3}$	$\frac{20.9}{26.1}$
11–17	12, 12, 13	5	0, 5.0, 4.9	0.0	5.0	3.3	$\frac{11.9}{19.8}$, $\frac{15.8}{18.8}$, $\frac{21.4}{30.1}$	$\frac{11.9}{18.8}$	$\frac{21.4}{30.1}$	$\frac{16.4}{22.9}$
18–24	18, 18, 19, 20, 20, 21	6	0, 4.8, 0, 5.1, 4.0, 0	0 0	5.1	2.3	$\frac{20.0}{20.0}$, $\frac{13.5}{14\ 4}$, $\frac{9.7}{9.7}$, $\frac{9.1}{9.1}$, $\frac{18.0}{20.0}$, $\frac{6.9}{9.8}$	$\frac{6.9}{9.1}$	$\frac{20.0}{20.0}$	$\frac{12.9}{13.8}$
25– 1	27	6	7.6	7.6	7.6	7.6	$\frac{10.5}{12.4}$	$\frac{10\ 5}{12.4}$	$\frac{10.5}{12.4}$	$\frac{10.5}{12.4}$
Aug. 2– 8	2, 3	6	0, 6,9	0.0	6.9	3.5	$\frac{8.8}{10.8}$, $\frac{8.9}{12.9}$	$\frac{8.8}{10.8}$	$\frac{8.9}{12.9}$	$\frac{8.9}{11.9}$
9–16	9	8	1.9	1.9	1.9	1.9	$\frac{6.8}{7.8}$	$\frac{6.8}{7.8}$	$\frac{6,8}{7.8}$	$\frac{6.8}{7.8}$
17–23	17	—	1.9	1.9	1.9	1.9	$\frac{2.9}{2.9}$	$\frac{2.9}{2.9}$	$\frac{2.9}{2.9}$	$\frac{2.9}{2.9}$
			TOTALS . . .	26.0	83.4	52.0				

34.8 - 29.1 = 5.7 %. Thus 6.0 + 5.7 are to be added to 47.8 = 59.5 % to give the approximate actual and potential femal production in the population at this date. Additional production of females after his date is probably slight. The minimum percentage of females spawning during the season is also given approximately by the accumulative weekly percentages of normal whitesick + greysick, since these phases will, with rare exceptions, be passed in the interval, 5 to 7 days, between sampling. When the samples are grouped to give a maximum interval between the weekly samplings (as occurs fortuitously when the weekly grouping is centred on the dates of the moon's quarters, see Table 2), the intervening period is found to be on the average 5.9 days. Therefore none of these categories will normally reappear as such; that is, they are expended in becoming or rather developing into the later category, the blacksick. The aggregate of these percentages (i.e. columns 5 and 6, Table 2) 49.2 %, will give approximately the minimum percentage of spawners during the season. Since, however, some of the premature would also have spawned naturally on the beds the actual percentage of spawners will be greater than denoted by the latter figure, and nearer the aggregate total percentage of blacksick. These arguments only hold if the population examined is approximately homogeneous for spawning behaviour, and there are good grounds for the view that the bulk of the population is homogeneous.

The three estimates are therefore as follows :

Accumulative mean percentage of blacksick (Tables 1 and 2) (1) . . . . =59.3-59.5
Accumulative mean percentage of normal whitesick plus greysick (do.). . =43.1-49.2
Maximum mean weekly percentage of total female with preceding and subsequent blacksick production (Table 1) . . . . . =59.5

Notwithstanding the range of variation shown in samples in Table 3, the concordant results given above fully justify the broad conclusion that not less than 50 to 60 % of the oyster population functioned as females on the Blackwater in 1927.

It is interesting in comparison with the Fal grounds, to be noted later, that only 7.7 % potential females remained unspawned as early as August 19.

Incidence of spawning in relation to sea-temperature level.

The variation in temperature of the waters of the Blackwater Estuary in 1927 has been described and discussed (Orton, 1928) and is shown in the upper part of fig. 1, at B. The continuous thick-lined graph is the mean of daily readings at high and low water (excepting Sundays). The continuous thin-lined graph with transverse lines gives the means of low-water readings which are higher than the means of high water readings in the spring and lower in the autumn. Table 1 gives the weekly means, and Table 4, p. 1014, the daily observations during the critical pre- and early spawning period.

(1) Note absence of 0.8 % blacksick, Sept. 11, in Table 2.

It has been shown that no evidence of natural spawning was found on the beds below low water before May 30. On May 31, 1 % had spawned naturally (white embryos) on the dredging ground and 1 % with trace of shell but uncoloured was taken by hand on the shore at low water. In the week beginning May 30, 831 oysters were examined and an average of 4.2 % found with young spawn, none being blacksick. Relatively heavy spawning occured in the following week, and also 4.4 % blacksick were found.

About this period « the temperature ranged between 47-50°F in the first fortnight of April, rose to 53°-54° on the 20th. to 23rd., but fell again on the 26th. to 50° and remained at this figure until May 1st. or 2nd. when it rose to 51-52°. From May 3rd. to 7th. the temperature rose to 59°-60° for 3 days, and then fluctuated between 57° and 54° until May 18th., but remained steady about 58° until the 21st., and then fluctuated between 57° and 59° until May 30th. » (Orton, 1928, p. 387).

The daily variations in this month and in June are given in Table 4 in detail.

In reviewing the temperature variation in May it is seen that the temperature rose rapidly from 51-52°F on May 2 to 59-61-60 in the period May 6th. to 10th., but no evidence of any spawning in this period was obtained. A sample of 50 oysters was dredged May 5 and examined at Plymouth on May 12. None of these carried spawn and there was no indication of any having spawned although at least 30 % were almost ready to do so. None were examined afterwards however until the 25th. We have no direct evidence therefore bearing on the spawning from May 6 to 10. None were reported to have spawned in the store. It is probable in view of what was observed later that if spawning did occur the reduction in temperature would cause the oysters to eject the eggs or embryos. It is also not unlikely that, if any spawning had occured without ejection of the spawn, the low temperature prevailing from the 10th. would have retarded development sufficiently for shelled larvae to have persisted until the 25th.

After May 18 the temperature varied little from 58° until the 30th. without any spawning amongst those oysters which were constantly immersed, as is proved by the examination of 403 oysters on the 25th. to the 30th. On and from the 31st. when the temperature ranged around 59-60° all samples contained naturally spawned oysters. Spawning among females therefore began when the temperature attained a level of 59°F (=15°C) or more and did not fall below this level, and continued with greater or less intensity until June 22.

The peak and cessation of spawning.

Coincidently with the fall in temperature on the full moon spring tides at the end of June occurred a marked fall in the percentage of newly spawning oysters to 0.5 and 0.4 in the last two weeks in that month.

TABLE 4. — Daily surface temperature readings (in °F at H and L.W.) on the Blackwater oyster beds during the pre- and early spawning period.

Date		Readings	Locality	Time in Hours	Temperature °F	Depth in Metres
May	2	2	Thornfleet	8–14.0	51–52	4–8
	3	2	do.	9–15.0	53–53	do.
	4	2	do.	9.30–15.30	55–55	do.
	5	2	M. P. and Thornfleet	10–16.0	57–56	–8
	6	2	D. M. and Thornfleet	6–11	58–59	–4
	7	2	do.	6–12	59–60	–4
	9	2	Thornfleet	7–13	60–61	8–4
	10	2	W. B. & do.	8–14	59–60	–4
	11	2	Thornfleet	9–15	57–56	8–4
	12	2	do.	10–15	57–56	8–5
	13	2	D. M. and Thornfleet	6–11	54–55	–8
	14	2	do.	6–12	54–55	–8
	16	2	Thornfleet	7–13	55–55	4–8
	17	2	do.	7.30–13.30	56–55	4–8
	18	2	do.	8–14	58–57	4–8
	19	2	do.	9–15	58–58	4–8
	20	2	do.	10–16	58–58	4–8
	21	2	D. M. and Thornfleet	6–11	57–58	7–4
	23	4	Th., mid-ch. Bl., Th.	6–14	56–57	4–14
	24	7	All parts	7–21	57–58	7–14
	25	3	Various	8–14	58–58	9–16
	26	5	do.	7–15	57–59	3–16
	27	3	do.	7–15	58–58.5	6–10
	28	3	do.	7–11	57–57	7–8
	30	3	do.	6–12	58–59	3–10
	31	4	do.	6.30–13	60–59	4–10
June	1	4	do.	7–14	60.5–60	4–13
	2	4	do.	7–15	59.5–59	8–16
	3	3	do.	7–14	59.5–59	6–10
	4	4	do.	7–12	60–60	4–13

TABLE 4. — Daily surface temperature readings (in °F at H and L.W.) on the Blackwater oyster beds during the pre- and early spawning period (continued).

Date	Readings	Locality	Time in Hours	Temperature °F	Depth in Metres
June 6	3	Various	6–11	59–59.5	6–14
7	3	All parts	7–13	59–59	8–14
8	3	W. B. and Thornfleet	8–14	59–60	8–4
9	3	Th. Bl.-Ch. Th.	7–15	59–61	6–14.3
10	3	W. B. and Thornfleet	7–15	59.5–61	9–8–4
11	2	E. B. & W. B.	7–11	60–60	7–10
13–18	12	All parts	7–21	60–62	4–12
19–25	13	do.	6–18	59–61	6–10
27	3	D. M. & Deeps	6–14	56–58	3–10
28	3	D. M. & Ch.	6–13	57–59	2½–10
29	3	Ch.	7–13	58–59	7–10
30	2	Deeps & Th.	8–14	59–59	8–8
July 1–2	5	Various	6–15	61–60	6–10
4–5	7	do.	6–16	62–63	4–8
6 9	12	do.	6–14	63–65	4–10

M. P. Mell Pier
D. M. Dan's moorings
Th. Thornfleet
W. B. West Boundary
E. B. East Boundary
Ch. Channel
Bl. Blackwater.

Early in July with a rise in temperature 1.6 % of fresh spawners was found, and rather fewer 0.4 % on the full moon tides, when temperatures again fell to a mean of 63.6 in the week beginning July 14th. In the latter half of this month with temperatures at first unchanged, and later rising, the percentages of new spawners rose respectively to 2.4 and 2.5 %.

By this time the mature unspawned females in the population had been reduced to 8.8 %. During early August 2 % and 1.9 % new spawners were found in samples of 100 examined weekly, 3 % oysters with shelled but uncoloured embryos in the week beginning August 13, and a decrease in the mature unspawned females to about 3 %.

As no samples were examined in the latter half of August and the first week in September when temperatures remained still high with weekly means 63.3 — 61.4 — 63.3, no direct evidence of spawning was obtained, but the occurrence of 0.8 % blacksick in the week beginning September 11th. among

385 oysters along with the reduction of mature unspawned females to 1.3 % indicates that spawning continued weakly, and finished during this period. The temperature fell rapidly on the full moon tide in September and in the week beginning September 18th. the mean fell to 58.7°.

The peak of spawning actually occurred in the week preceding the full moon tides in June, subsidiary peaks in the week preceding the full moon in July and round about the new moon tides at the end of July and early August. In each of these periods there was a distinct rise in temperature.

Spawning almost ceased in the middle of August when temperatures were about the maximum, but at this time there were only about 3.0 % of the population left as mature or maturing females. During late August a few of the latter spawned so that by the time of the September full moon tide, with temperatures at about 59°F. only 1.3 % of the oysters were potential females and none of these were found with new spawn.

Spawning, therefore, virtually ceased on the Blackwater oyster beds soon after the temperature had attained a maximum when few potential females remained to spawn. This type of spawning season appears to be characteristic of these beds.

Summary of spawning in relation to temperature variation.

Spawning began on the new moon tides early in June when the temperature rose to a level of about 59°F. and attained a maximum with the rising temperature (60 to 61°) in the week preceding the full moon in June. With the fall in temperature to about 59° coinciding with the period of the new moon tides at the end of June, spawning almost ceased, but with the rise of temperature to about 66° early in July, spawning increased but fell away again with a drop in temperature to about 64° on full moon tides, but increased again in the succeeding neap tides at about the same temperature. With temperature rising again to a mean of about 65° on the new moon tides at the end of July, the level of spawning was maintained.

Slight spawning continued at maximum temperatures of about 67° early in August. Spawning ceased during late August soon after the attainment of the maximum temperature, but when the stock of potential females was almost exhausted, that is, reduced to a figure between 1 and 2 %.

II. — THE FAL ESTUARY OYSTER BEDS

Categories of Oysters with young and seasonal variation in percentage of potential females.

The oysters obtained for examination from the Truro Lake, Fal Estuary, were more variable in age than those from the Blackwater. The actual size as estimated by length by breadth (=mean diameter) would be on the whole lar-

ger, but the shells are lighter and not so deep (see Orton, 1935). The range in age was about the same on the two beds, namely 3 to 6 years, but the average age of the Fal oysters is estimated to be rather less than those from the Blackwater, that is, about 4 years. Samples were examined continuously from June 7th to November 22nd, except for one week in November.

A study of spawning on these beds in 1925-6 indicated that spawning may be expected to begin some time during June. Regular sampling began on June 7th, though others had been examined in January, March, April and May negatively for spawning.

The results of the examination of material from this locality are shown in Table 5, p. 1020 and Fig. 1. Some 10,000 oysters were opened, the weekly samples varying usually from about 250 to 800. Individuals were allotted to the same categories as the Blackwater oysters, and comparable categories are shown in Fig. 1.

In this figure (at 1) is shown the weekly variation in total female functioning, which on the Fal contains more intersexual — definitely hermaphroditic — forms than on the Blackwater. As the weekly numbers are large the percentage of potential females may be considered to represent approximately the state of the population.

Unlike the Blackwater population, that on the Fal showed in 1927 a steady increase of females from about 28 % on June 7th to a maximum of about 56 % on July 21st, and thereafter a gradual diminution, except for a small rise in September to November. The paucity of spawning early in the season permitted an accumulation of females and the clear demonstration of the production of more than 50 % females in the population.

It is a remarkable fact that significant *effective* spawning ceased early in August, although about 20 % of the population were then ripe females which would have spawned under favourable conditions. It is undoubtedly significant also that water of high salinity invaded the beds during August and that the temperature over the main part of the beds was reduced suddenly to a level slightly below 59°F. (=15° C.) during the full moon spring tides in mid-August. The problem is discussed on page 1032 (see also *Nature* 1927*b*, p. 403). The attainment of the maximum proportion of females is coincident with maximal temperature and with the superimposition of effective female phases upon a variety of male conditions in a moiety of the total potential females. The weekly percentages of these (See Table 5 column 11) shows 55.7 % as the approximate maximum number of potential females existing in the week beginning July 21st. This figure is undoubtedly significant and is supported by the figures for the preceding and following weeks. If it be assumed as before that coloured larvae are not retained more than 5 days, they will not appear a second time in the weekly total percentages. Therefore the sum of the percentages of blacksick oysters found before the week of July 21st are additional members of the population which definitely spawned as females in 1927. Thus, if the popu-

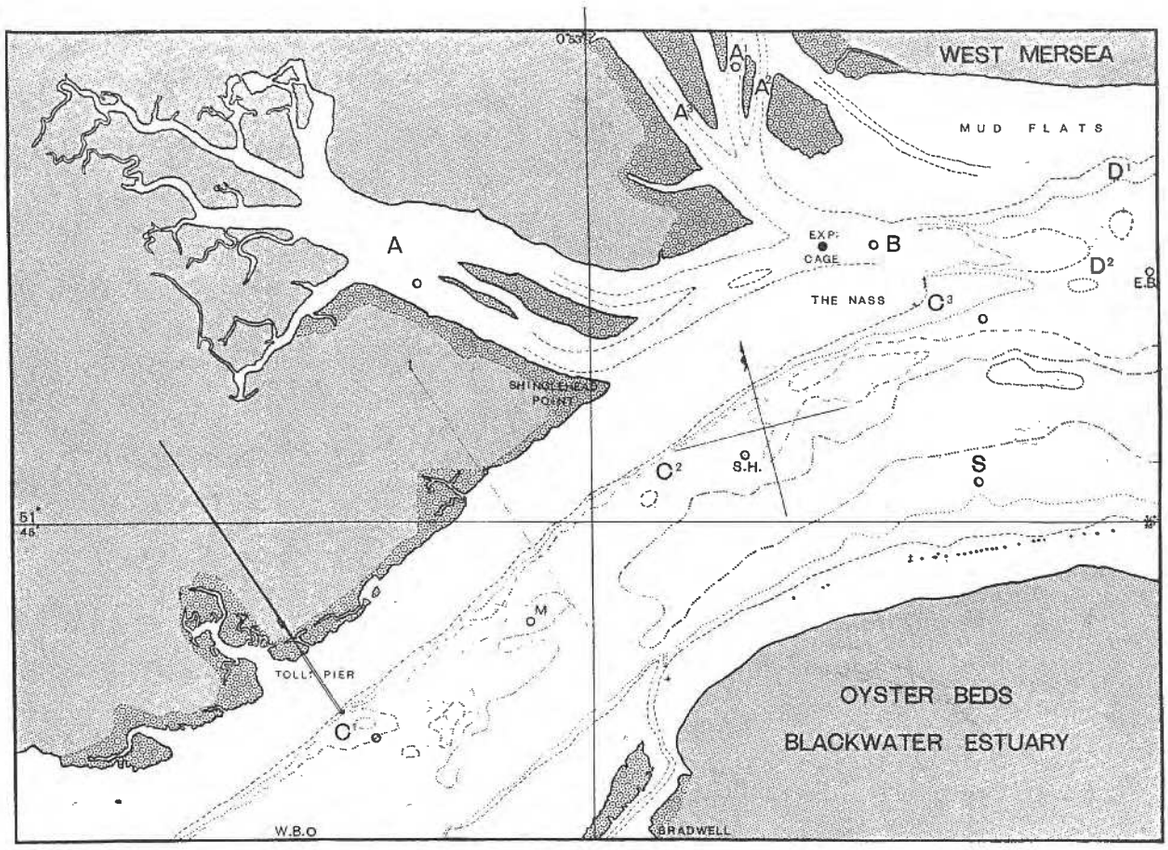


FIG. 2. — Chart of the West Mersea oyster beds and temperature stations in the Blackwater Estuary. (From Admiralty Chart 3740, 1918.)

A^1	Thornfleet beds.
A^2	Mersea Fleet beds.
A^3	Salcott Fleet beds.
A	Tollesbury Fleet and M. V. *Dan's* Moorings.
B	Deeps.
Exp. cage.	SITE OF EXPERIMENTAL OYSTER CAGE.
C^1	Grounds off Tollesbury Pier (= Toll. Pier).
C^2	Grounds below Marfleet (M.) and off Shingle Head.
C^3	Grounds off the Nass End.
D^1	North shore ground near East Boundary (E.B.).
D^2	Offshore northern grounds (Flat Ground).
S	South shore beds near watch boat.

Thirslet Creek lies a little above Tollesbury Pier and is not shown. The temperature stations (shown in circles) are denoted in the legend to Table 4, p. 1015).

(1) Reproduced with fig. 3 by permission of the Council of the Marine Association, Plymouth.

FIG. 3. — Chart of the Fal Estuary and River Fal showing the situation of the local oyster beds (scale : 1 inch = ca. 1,400 yds.). Reduced from Admiralty Chart No. 32, Falmouth Harbour.

The beds north of the line W-X are under the administration of the Truro municipality, while those south of the line W-X and west of the line Z-Y are administered by the Falmouth municipality, excepting private layings, which are situated mostly in the creeks and upper part of the river from Turnaware Bar, and are apparently always at, and above, low-water mark.

The chief oyster beds are as follows:

TRURO BEDS.	Depth in m.
M. B. = Mylor Bank	½ to 2½
E. B. = East Bank	½ to 2½
Turnaware Bar	0 to 2½
P. B. = Parson's Bank ...	½ to 1½
R. R. = The River beds ...	0 to 18
T. R. = Trelissick Reach .	0 to 18

FALMOUTH BEDS.	Depth in m.
N. B. = Falmouth North Bank	1½ to 3½
St. J. B. = St. Just beds... ...	2½ to 3½
V. B. = Vilt Bank or St. Mawes beds ...	1½ to 4
F. F. = Falmouth West Banks	4 to 6
K. Q. B. = Kiln Quay beds...	4½ to 5½

Other salient features are H.H., Higher Trelease; T.H., Trelissick House; P.H., Porthgwidden House; G.H., Great Wood House.

The chart is drawn to show the exposure of the beds at low water, ordinary spring tides, as at Turnaware Bar; the tongue of ground exposed on the East Bank is known locally as Brown Rose Bar. The Channel is marked by lines which denode the edge of the Banks where the depth is mainly 2-4 metres, but shelves rapidly in places to 6 m., and fairly rapidly everywhere to 10 m. The inner contour-line in the Channel, which ends opposite the middle of the East Bank, is a 10-fathom line (= ca. 20 m.) and gives an indication of the general steepness of the sides of the Channel.

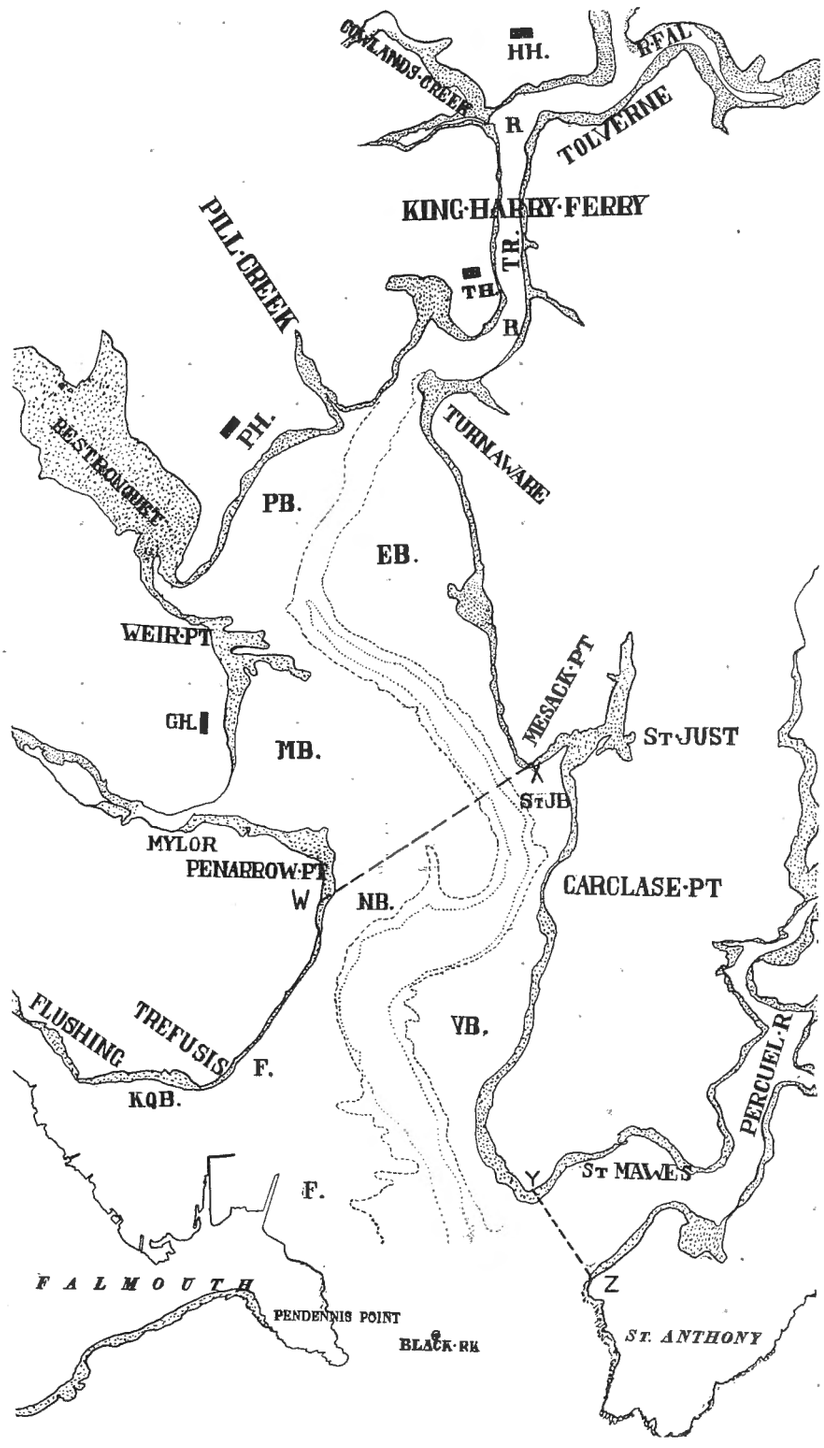


TABLE 5. — Truro Oyster Beds, Fal Estuary, 1927. — Percentages of various categories of mature female-functioning oysters, **O. edulis**, for periods (mainly weekly) beginning on the dates of the moon's quarters.

Date Week begining moon's quarters		No. of oysters examined	Sea Temp. in °Fx	Oysters carrying embryos or larvae					Total with embryos or larvae	Total ripe or nearly ripe unspawned females	Total female
				Premature Whitesick	Embryos & larvae normal Whitesick	Shelled No colour Greysick	Total columns 5 & 6	Coloured or Blacksick			
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
June	7	331	58.2 (5)	0	0.3	0.3	0.6	0	0.6	27.5	28.1
○	15	483	58.6 (5)	1.4	2.7	1.4	4.1	0.4	5.9	26.4	32.3
	22	433	58.9 (5)	0	1.4	1.4	2.8	2 1	4.9	31.8	36.7
●	29	760	57.1 (3)	0.9	0.1	0.9	1.0	2.1	4.0	33 4	37.4
July	7	368	59.4 (10)	0.3	4.9	4.3	9.2	0.5	10.0	37.0	47.0
○	14	667	62.6 (3)	4.9	3.6	3.3	6.9	8.1	20 0	31.0	51.0
	21	456	62.4 (6)	0	4.2	5.3	9.5	5 3	14.8	41.9	55.7
●	28	934	62.2 (4)	1.4	5.2	2.2	7.4	9.6	18.4	28.9	47.3
Aug.	5	437	—	3.4	3.0	2.3.	5.3	11.0	19.7	18.3	38 0
○	13	503	59.6 (2)	0	0.6	0.6	1.2	9.3	10.5	23.7	34.2
	19	292	60.0 (1)	1.4	0.3	0.3	0.6	3.8	5.8	17.5	23.3
●	27	185	61.0 (1)	0	0	0	0	0	0	20.0	20.0
Sept.	4	250	60.5 (2)	0.4	0	0	0	0	0.4	17.6	18.0
○	11	614	58.3 (4)	0	0	0	0	0	0	21.7	21.7
	18	267	59.5 (2)	0	0	0	0	0	0	19.9	19.9
●	25	271	55.5 (5)	0	0	0.4	0.4	0	0.4	16.6	17.0
Oct.	4	641	—	0	0	0	0	0.5	0.5	13.4	13.9
○	10	630	—	0.3	0	0	0	0.3	0.6	12.3	12.9
	17	714	—	0	0	0	0	0	0	12.0	12.0
●	25	265	—	0	0	0	0	0.8	0.8	8.3	9.1
Nov.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
○	9	91	—	0	0	0	0	1.1	1.1	2.2	3.3
	16	97	—	0	0	0	0	0	0	6.2	6.2
TOTAL. . .		9689	Aggregate %		26.3	22.7	49.0	54.9			

Mean of observations (the number is given in brackets) for the River and Turnaware Bar Stations made in the period of usually a week; corresponding means for the Bank Stations were 1° tot 2.3° lower in June, 0.8° to 1.6° lower in July, 0.5° to 2.0° lower in August, but about the same in September until the last week when the banks gave a mean 0.8° F higher.

lation were homogeneous, the total potential females occurring in the Fal Estuary beds in that year was the aggregate of the percentages 55.7+8.1+ 0.5+2.1+2.1+0.4=68.9 % of the population. As however the population spawning in June is probably different from that on other parts of the beds, the aggregate percentage of the June spawnings, i.e. 8.5, should be deducted, giving a total of 60.4. Moreover, if individuals spawned twice in one year, this total would need to be modified. There is, however, no ground for such an assumption regarding oysters left undisturbed on the beds, although a second spawning might occur in nature rarely. When oysters are disturbed and spawn prematurely there is some evidence that an incomplete spawning may be followed later by a successful second spawning in a small percentage of such cases from the same batch of eggs (Orton and Amirthalingam, 1931).

We may safely accept the broad deduction that there was a total of at least 50 % of the oyster population (of the range of size examined on these beds) which were potential female spawners in 1927.

The actual percentages found in spawn in the weekly samples are again shown in Fig. 1, p. 1005.

Figure 1, 2F, broken line, and Table 5 gives the total percentages of all categories of females : 2 gives the total percentage of those with young : 2D gives the blacksick : 2C with embryos developing shell but without colour : 2B naturally spawned, with young white embryos or larvae : 2A the prematurely spawned, with early segmentation stages, and 2A+B the total with embryos or white larvae, i.e. trochosphere stages.

Since some 60.0 % were potential females and at the close of the normal season in October some 12 % remained unexpended, it is manifest that about 60.0 — 12=48 % spawned, that is, extruded eggs. But the accumulative percentage of blacksick individuals found throughout the season to this date is 53, and, excluding those spawned in June, is about 49. Again assuming that no blacksick persisted for more than 5 days, this result is concordant. The accumulative percentage of normal whitesick plus greysick — excluding those spawning in June — is about 40. The actual percentage is probably round about this figure. Slightly higher figures are obtained from the grouping in Table 6.

At the end of August some 20 % of the population existed as mature females which failed to spawn effectively, as the subsequent records show. Among these 20 %, however, ineffective spawning occurred, that is, ova were extruded but not retained within the shell for incubation, so that by the end of October about 8 % females remained. In the week beginning August 13th it is of great interest to note that about 20 % of females remained unspawned on the Fal beds, and only 2.9 % on the Blackwater.

In the peculiar temperature variations on these beds in 1927 are opportunities for a study of the conditions correlated with spawning, and also of those which are necessary for effective spawning, that is, to produce fully developed and viable larvae.

TABLE 6. — Truro Oyster Beds, Fal Estuary, 1927. — Percentages of various categories of mature female-functioning oysters, **O. edulis**, in samples grouped to give maximal intervals and mainly centred on the dates of the moon's quarters.

Dates of Moon's quarters		Period.	No. of oysters examined	Categories with young							
				Whitesick Prem.		Whitesick normal		Greysick		Blacksick	
				No.	%	No.	%	No.	%	No.	%
June	7	4 – 11	166	0	(0.0)	1	(0.6)	0	(0.0)	0	(0.0)
○	15	12 – 18	466	4	(0.9)	0	(0.0)	8	(1.7)	0	(0.0)
	22	19 – 25	462	3	(0.6)	18	(3.9)	2	(0.4)	8	(1.7)
●	29	26 – 3	423	1	(0.2)	2	(0.5)	9	(2.1)	6	(1.4)
July	7	4 – 10	490	6	(1.2)	0	(0.0)	2	(0.4)	13	(2.7)
○	14	11 – 17	468	9	(1.9)	18	(3.8)	24	(5.1)	5	(1.1)
	21	18 – 24	667	25	(3.7)	32	(4.8)	22	(3.3)	57	(8.5)
●	28	25 – 1	651	9	(1.4)	16	(2.5)	27	(4.1)	48	(7.4)
Augustus	5	2 – 7	639	4	(0.6)	44	(6.9)	10	(1.6)	60	(9.4)
○	13	8 – 13	533	15	(2.8)	15	(2.8)	11	(2.1)	55	(10.3)
	19	14 – 22	599	0	(0.0)	3	(0.5)	4	(0.7)	53	(8.8)
●	27	23 – 29	196	4	(2.0)	1	(0.5)	0	(0.0)	5	(2.5)
September	4	30 – 5	185	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)
○	11	6 – 11	250	1	(0.4)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)
	18	12 – 17	614	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)
●	25	18 – 25	267	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)
October	4	26 – 4	453	0	(0.0)	0	(0.0)	1	(0.2)	1	(0.2)
○	10	5 – 10	459	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)
	17	11 – 16	630	2	(0.3)	0	(0.0)	0	(0.0)	2	(0.3)
		17 – 22	617	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)
		23 – 29	181	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	1	(0.6)
November		30 – 6	181	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	1	(0.6)
		7 – 14	91	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	1	(1.1)
		15 – 22	97	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)	0	(0.0)
TOTALS			9785	83		150		120		316	
Aggregate %'s					16.0		26.8		21.7		56.6
									48.5		

Sea-temperature variation on the Fal Estuary oyster beds.

The variation in sea-temperature over the oyster beds in the Fal Estuary has been previously discussed (Orton, 1926 and 1928) on the information then available. In 1927 a special study was undertaken and an effort made to obtain continuous daily readings. Bottom temperatures were obtained by means of a specially made small Nansen-Petterson water bottle with a certified Richter thermometer (see Russell and Yonge, 1928). Surface readings were made with a certified (N.P.L.) Calderara sea-surface thermometer, Meteorological Office pattern. The results are shown in Tables 4 and 8, and plotted in Fig. 1 at T, by the brokenline graphs.

The conformation of the beds is well shown in Fig. 3 where PB, EB, and MB are placed in the middle respectively of the main oyster beds, Parsons Bank, East Bank and Mylor Bank; on which the depth of water at low water is 1 to 3 or 4 metres. The channel is shown zig-zagging across the beds and at the intersection of the dotted boundary line the depth at low water is about 30 metres : the inner contour line shown in the channel is about 20 metres. Temperature stations were established at or near the positions shown respectively by PB, EB, MB, off Turnaware Point, near R immediately above Turnaware over a depth of 16 metres, and in the Channel on the boundary line off Mesack Point (30 metres).

Temperature variation on these beds is not so simple as on those of the Blackwater. Water from the English Channel enters the beds and exerts a contrary influence especially during spring tides, being relatively warm in winter and relatively cold in summer. Water from the River influenced by mud-banks and extensive shallow creeks flows over the beds bringing relatively cold water in winter and relatively warm in summer, but varying directly with air-temperature. A similar influence is exerted on the shallow waters fringing all the beds as on the River water. Definite mixing of waters occurs off Turnaware Point. It was found that temperatures on the banks were usually similar, and that here surface waters differed from the bottom little usually and by a few tenths of a degree Fahrenheit. Temperatures over the middles of the banks were usually uniform grading towards Turnaware Bar on the East and Parsons Banks on the ebb tide, and towards the creeks and shores as the water shallows to about one metre deep. On May 18th, for example, temperatures over the beds ranged from 54° to 56.5 F., but about 20 metres from the shore of the East Bank was a belt of warmer water at 59°-60° at about 15 hours (L.W. = 13.30). From this point to about 200 metres off shore the temperature fell gradually to 55.5° and then remained almost constant to 55.4° at about 1000 metres off shore at the E.B. temperature station.

Thus temperatures taken at the Bank stations give a good mean for the banks, but in warm weather higher temperatures occur during the day in the River in the creeks and near the shores. The daily variation in the middle of

TABLE 7 (*). — Fal Estuary 1927. — Percentage frequencies of recently normally spawned (4), and ripe or ripening female (8a), and premature whitesick plus 8a = (8b) oysters, (**O. edulis**), in samples grouped to give maximum time intervals between sampling. (The periods marked thus 4-11* are fortuitously grouped around dates of the moon's quarters.)

Period	Dates of samples	Interval in days	% frequency of whitesick and greysick combined	Percentages			8a, % frequency of ripe and ripening unspawned females 8b, do. + % prematurely spawned $8 = \frac{8a}{8b}$	Percentages		
				min.	max.	mean		min.	max.	mean
1	2	3	4	5	6	7		9	10	11
June 4–11*	7, 8	6	0, 1.1	0.0	1.1	0.6	$\frac{35.9}{35.9}$ $\frac{30.7}{30.7}$	$\frac{30.7}{30.7}$	$\frac{35.9}{35.9}$	$\frac{33.3}{33.3}$
12–18*	14, 14, 15, 15, 16	5	0, 1.2, 6.6, 0, 1.0	0.0	6.6	1.8	$\frac{15.0}{15.0}$ $\frac{28.2}{28.2}$ $\frac{24.2}{24.2}$ $\frac{21.4}{22.3}$ $\frac{23.5}{26.5}$	$\frac{15.0}{15.0}$	$\frac{28.2}{28.2}$	$\frac{22.5}{23.2}$
19–25*	21, 21, 22, 22, 23	5	4.3, 10.2, 0, 0.8, 6.7	0.0	10.2	4.4	$\frac{24.5}{27.7}$ $\frac{39.8}{39.8}$ $\frac{33.3}{33.3}$ $\frac{25.4}{25.4}$ $\frac{34.8}{34.8}$	$\frac{24.5}{25.4}$	$\frac{39.8}{39.8}$	$\frac{31.6}{32.2}$
26– 3*	28, 28, 29, 29, 30	4	5.6, 1.2, 0, 5.7, 0	0.0	5.7	2.5	$\frac{28.2}{28.2}$ $\frac{40.2}{40.2}$ $\frac{30.9}{30.9}$ $\frac{24.8}{24.8}$ $\frac{25.8}{26.8}$	$\frac{24.8}{24.8}$	$\frac{40.2}{40.2}$	$\frac{30.0}{30.2}$
July 4–10*	4, 4, 5, 5, 6	6	0, 0, 1.1, 0, 1.0	0.0	1.1	0.4	$\frac{48.5}{48.5}$ $\frac{30.7}{30.7}$ $\frac{35.8}{36.8}$ $\frac{40.4}{43.6}$ $\frac{30.1}{32.0}$	$\frac{30.1}{30.7}$	$\frac{48.5}{48.5}$	$\frac{37.1}{38.3}$
11–17*	12, 12, 13, 13, 14	4	10.0, 10.5, 4.3, 12.5, 8.0	4.3	12.5	9.1	$\frac{39.0}{39.0}$ $\frac{37.9}{37.9}$ $\frac{36.6}{37.6}$ $\frac{33.8}{33.8}$ $\frac{39.0}{47.0}$	$\frac{33.8}{33.8}$	$\frac{39.0}{47.0}$	$\frac{37.3}{39.1}$
18–24*	18,19,19,20,20,20,21	5	12.9, 0, 3.3, 17.2, 4.3, 2.3, 16.0	0.0	17.2	8.0	$\frac{32.3}{35.5}$ $\frac{20.5}{33.7}$ $\frac{28.9}{28.9}$ $\frac{30.3}{31.3}$ $\frac{22.6}{24.7}$ $\frac{43.2}{52.3}$ $\frac{46.0}{46.0}$	$\frac{20.5}{24.7}$	$\frac{46.0}{52.3}$	$\frac{32.0}{36.1}$
25– 1*	26,26,27,27,28,29,29	4	7.0, 9.3, 10.1, 4.0, 10.1, 5.2, 1.0	1.0	10.1	6.7	$\frac{33.8}{33.8}$ $\frac{40.7}{40.7}$ $\frac{40.4}{40.4}$ $\frac{42.0}{42.0}$ $\frac{37.4}{41.4}$ $\frac{42.3}{42.3}$ $\frac{30.3}{35.4}$	$\frac{30.3}{33.8}$	$\frac{42.3}{42.3}$	$\frac{38.1}{39.4}$
Aug. 2– 7*	2, 2, 3, 3, 3, 4, 4	4	7.5, 8.4, 6.0, 7.6, 12.9, 11.4, 6.9	6.0	12.9	8.7	$\frac{23.7}{23.7}$ $\frac{30.5}{31.6}$ $\frac{19.0}{19.0}$ $\frac{28.3}{28.3}$ $\frac{18.6}{20.0}$ $\frac{19.3}{21.6}$ $\frac{34.7}{34.7}$	$\frac{18.6}{19 0}$	$\frac{34 7}{34.7}$	$\frac{24.9}{25.6}$
8–13	8, 9, 10, 10–11, 11	4	12.4, 1.1, 0, 6.1, 6.9	0.0	12.4	5.3	$\frac{22.7}{25.8}$ $\frac{17.4}{20.7}$ $\frac{15.8}{24.2}$ $\frac{21.2}{21.2}$ $\frac{14.9}{16.1}$	$\frac{14.9}{16.1}$	$\frac{22.7}{25.8}$	$\frac{18.4}{21.6}$
14–22	15,16,17,17,18,18,19	6	3.1, 2.4, 0, 0, 0, 1.2, 1.0	0.0	3.1	1.1	$\frac{25.0}{25.0}$ $\frac{23.8}{23.8}$ $\frac{22.4}{22.4}$ $\frac{27.3}{27.3}$ $\frac{26.2}{26.2}$ $\frac{17.4}{17.4}$ $\frac{17.7}{17.7}$	$\frac{17.4}{17.4}$	$\frac{27.3}{27.3}$	$\frac{22.8}{22.8}$

Aug. 23–29	25, 25	7	0, 1.1	0.0	1.1	0.6	17.1 17.6 / 17.1, 22.0	17.1 / 17.1	17.6 / 22.0	17.4 / 19.6
30– 5	1, 1	6	0, 0	0.0	0.0	0.0	19.8 20.2 / 19.8, 20.2	19.8 / 19.8	20.2 / 20.2	20.0 / 20.0
Sept. 6–11	7, 7, 9	3	0, 0, 0	0.0	0.0	0.0	26.5 13.7 10.1 / 26.5, 13.7, 11.4	10.1 / 11.4	26.5 / 26.5	16.8 / 17.2
12–17	12,13,13,14-15,14,14,15	5	0, 0, 0, 0, 0, 0, 0	0.0	0.0	0.0	22.6 20.5 23.3 17.4 14.4 35.2 19.2 / 22.6, 20.5, 23.3, 17.4, 14.4, 35.2, 19.2	14.4 / 14.4	35.2 / 35.2	21.8 / 21.8
18–25	20, 21, 22	6	0, 0, 0	0.0	0.0	0.0	17.4 20.7 21.7 / 17.4, 20.7, 21.7	17.4 / 17.4	21.7 / 21.7	19.9 / 19.9
26– 4	28, 29, 3, 4, 4	1	0, 0, 1.1, 0, 0	0.0	1.1	0.6	19.8 14.7 15.6 8.6 11.2 / 19.8, 14.7, 15.6, 8.6, 11.2	8.6 / 8.6	19.8 / 19.8	14.0 / 14.0
Oct. 5–10	5, 5, 6, 6, 7	4	0, 0, 0, 0, 0	0.0	0.0	0.0	18.7 15.6 11.7 14.6 13.5 / 18.7, 15.6, 11.7, 14.6, 13.5	11.7 / 11.7	18.7 / 18.7	14.8 / 14.8
11–16	11,11,12,12,12,12,14	3	0, 0, 0, 0, 0, 0, 0	0.0	0.0	0.0	14.8 14.1 15.0 12.1 8.4 9.6 11.3 / 14.8, 14.1, 15.0, 12.1, 8 4, 9.6, 13.8	8.4 / 8.4	15.0 / 15 0	12.2 / 12.5
17–22	17,18,18,19,19,20,20	4	0, 0, 0, 0, 0, 0, 0	0.0	0.0	0.0	19.8 13.2 6.3 6.3 7.5 19.3 8.7 / 19.8, 13.2, 6.3, 6.3, 7.5, 19.3, 8.7	6.3 / 6.3	19.8 / 19.8	11.6 / 11.6
23–29	24, 25	7	0, 0	0.0	0.0	0.0	15.5 11.9 / 15.5, 11.9	11.9 / 11.9	15.5 / 15.5	13.7 / 13.7
30– 6	31, 1	10	0, 0	0.0	0.0	0.0	5.7 10.4 / 5.7, 10.4	5.7 / 5.7	10.4 / 10.4	8.1 / 8.1
Nov. 7–14	10–14	8	0	0.0	0.0	0.0	2.5 / 2.5	2.5 / 2.5	2.5 / 2.5	2.5 / 2.5
15–22	22	—	0	0.0	0.0	0.0	6.2 / 6.2	6.2 / 6.2	6.2 / 6.2	6.2 / 6.2
			TOTALS . .	11.3	95.1	49.8				

(*) Note : the sum of the means of columns 4 and 8b sives the mean or the total potential females.

the banks was not great; occasional differences of 3.0° F. (on May 11th), 1.8°, 1.5° were obtained and more frequently of 1.0°, but usually in the summer of 1927 differences during the day were less than 1.0° F. In this locality low water of spring tides occurs about or soon after noon and midnight. The daily minimum of foreshore and River temperatures would ordinarily therefore occur after midnight when no readings were taken. Nevertheless at whatever time of day temperatures were taken during May-early September, River temperatures were never lower and usually higher than those on the banks, as is seen from Fig. 1. T. where short period means are plotted respectively for the means of all the Banks (continuous line) and for the River Station (broken line and circles). Temperatures at Turnaware Bar were very nearly the same as at the surface at the River Station, but at a depth of 4 to 6 metres off shore temperature on four occasions during the summer approached closely to those on the Banks.

Of the four main oyster beds the shallower part of the Turnaware bed which receives a large proportion of River water is covered by warmer waters than the middle and southern parts of the other three, namely, East, Parsons and Mylor banks (See Table 8). This hydrographic difference is associated, as will be seen, with the spawning behaviour of the population.

The incidence of spawning in relation to sea temperature level; Fal Estuary.

The results of the examination of the earlier samples from the Fal Estuary are given in Table 8 in detail, and in Table 5 in weekly analyses for the whole of the beds. In the latter it is seen that the weekly percentage of fresh natural spawners (column 5) during June was respectively 0.3, 2.7, 1.4 and 0.1, wheras during July these percentages ranged from 3.6 to 5.2. It is therefore clear that intermittent slight spawning occurred during June with a maximum in the second week, and that regular spawning occurred throughout July. In August the corresponding percentages of new spawning individuals were respectively 3.0, 0.6, 0.3 and 0.0. Spawning therefore continued during the first week in August, diminished in the second and third weeks, reaching zero in the last week. No fresh spawning individuals were found during September, October and part of November among some 4,000 oysters. That these fluctuations in spawning are closely related to temperature variation is fully demonstrated by the broken line graph in Fig. 1. A comparison of the graphs in 2A and 2A + B with F gives very close correspondence, the graph rising and falling very closely together on the whole. Moreover, spawning is closely related to temperature level, beginning when the temperature attains *about* 59° F. (=15° C.) or rises above the level.

When the problem is examined more closely it is found that although the variation in temperature over the beds complicates the investigation of the cor-

relation between spawning and temperature, it actually increases the evidence for the correlation of spawning at and above a level of about 15° C., as will be seen.

The shallow mudbanks which are covered by the waters of the River and Pill and Restronguet creeks (see Fig. 3) and those on the periphery of the Banks are rapidly affected by sunshine, wind and the thermal state of the air, and quickly communicate their state to the overlying waters, which are also directly affected by the same conditions. It follows that these waters respond more quickly to warm (and cold) weather than those over the main banks and channels. Therefore the parts of the Banks affected by these waters, i.e., Turnaware Bar and the northern parts of Parson's and East Banks will receive rather warmer water than the main Banks, especially during neap tides in the spring and early summer. The St. Just Channel on the flood tide, and especially on spring tides, brings in relatively cold water in the spring and summer from the English Channel. These waters mixing with the River and creek waters produce intermediate temperatures on the main banks (see Orton, 1928, p. 396).

Temperature observations for different localities are recorded in Table 8 alongside the analyses of samples for individuals carrying embryos and larvae obtained from the corresponding localities. Weekly means are given in Table 5, p. 1020 and the daily observations in Table 8, p. 1028.

Temperatures on the East and Mylor Banks ranged about 57° to 58° until June 22 with no significant spawning among 471 individuals examined, two spawners only occurring. On the other hand, observed temperatures over the River, parts of Turnaware Bar and parts of Parsons Bank were found to range between 58° and 59° from about June 8 to June 22. Significant spawning occured on Parsons Bank about June 11 or 12, and again on 19 or 20, and heavy spawning occured on Turnaware Bar (10 %) on 19 and 20. Some spawning had also occured on the shallower parts of Turnaware Bar probably about 16 or 17 (See sample June 23rd with coloured larvae). The earlier spawning on these beds is correlated with a slightly higher temperature than occured on the others, and is related to a temperature level not less than 58° to 59° F., being higher on the ebb and lower on the flood tide. It is regrettable that no observations are available for the week-end June 9 to 12, the critical period, but it is improbable that the temperature in that period varied much, as mean air temperature at Falmouth remained steady at 54-55° and daily sunshine was respectively 8.7, 6.5 and 5.1 hours, and the full moon with its related spring tides did not occur until June 15th. The tendency would be for the temperature to rise slightly.

Spawning occurred on the East Bank about June 23 to 24, as samples examined on the 28 and 29 had 5 % shelled but uncoloured larvae aged about 5 days. Temperatures over the East Bank rose above 58° on the 22nd and were 60° or more on the River. No observations of temperature were made on the 23rd and 24th, but it is probable that the water warmed slightly, as mean air rose

TABLE 8. — Incidence of the spawning of **O. edulis** on various grounds (The number of oysters (= N°) in each sample examined is given along with

Date 1927		Temperature[2] in °F River and Turnaware Bar	Turnaware Bar Oysters and categories with young					Temperature in °F Parsons Bank	Parsons Bank Oysters and categories with young				
			No.	0	1	2	3		No.	0	1	2	3
May	30	57.0 (3)	—	—	—	—	—	57.0 (1)	—	—	—	—	—
June	1	58.0 (3)	—	—	—	—	—	57.0 (2)	—	—	—	—	—
	6	57.0 – 58.0 (2)	—	—	—	—	—	57.0 (2)	—	—	—	—	—
	7	—	78	0	0	0	0	—	—	—	—	—	—
	8	58.0 – 58.3 (2)	—	—	—	—	—	57.0 – 57.2 (2)	—	—	—	—	—
	13	58.0 – 59.0 (3)	—	—	—	—	—	57.0 (2)	—	—	—	—	—
	14	—	85	0	0	1	0	—	—	—	—	—	—
	15	59.0 – 59.2 (2)	—	—	—	—	—	58.2 (1)	91	0	0	6	0
	16	—	98	3	0	1	0	58.0 (1)	—	—	—	—	—
	20	58.0 – 59 0 (2)	—	—	—	—	—	58.0 (1)	—	—	—	—	—
	21	58.0 (1)	88	0	9	0	0	58.0 (1)	94	3	4	0	2
	22	60.0 – 60.5 (2)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	23	—	89	0	4	2	4	—	—	—	—	—	—
	25	58.0 (3)	—	—	—	—	—	56.0 (2)	—	—	—	—	—
	28	—	82	0	1	0	2	—	—	—	—	—	—
	29	56.9 (1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
July	4	57.0 – 57.5 (2)	97	0	0	0	2	56.0 – 56.5 (2)	—	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	—	—	—	94	3	0	0	8
	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	7	60.0 (2)	—	—	—	—	—	58.0 (1)	—	—	—	—	—
	9	61.0 (1)	—	—	—	—	—	59.0 (2)	—	—	—	—	—
	11	58.0 – 59.0 (2)	—	—	—	—	—	58.0 (2)	—	—	—	—	—
	12	59.0 (2)	100	0	9	1	2	59.0 (1)	—	—	—	—	—
	13	58.9 – 59.4 (3)	—	—	—	—	—	58.3 (1)	—	—	—	—	—
	14	—	100	8	0	8	3	—	—	—	—	—	—
	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	19	—	—	—	—	—	—	—	90	0	3	0	10
	20	62.0 – 63.0 (2)	99	1	14	3	9	62.0 (1)	—	—	—	—	—

(1) Categories : 0 = premature; 1 = normal whitesick; 2 = greysick; 3 = blacksick.

in the Fal Estuary in relation to temperature variation in 1927.
the number of each of the different categories (1) found with young (see footnote).

Temperature in °F East Bank	East Bank Oysters and categories with young					Temperature in °F Mylor Bank	Mylor Bank Oysters and categories with yong					Channel Temperature in °F
	No.	0	1	2	3		No.	0	1	2	3	
57.0 (1)	—	—	—	—	—	57.0 (1)	—	—	—	—	—	56.0 (1)
57.0 (2)	—	—	—	—	—	57.0 – 58.0 (2)	—	—	—	—	—	57.0 (2)
57.0 (1)	—	—	—	—	—	56 0 (1)	—	—	—	—	—	56.0 (1)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
56.3 – 56.7 (3)	88	0	1	0	0	—	—	—	—	—	—	56.0 – 56.5 (2)
57.0 – 58.0 (3)	—	—	—	—	—	57.0 (1)	—	—	—	—	—	57.0 (2)
—	80	0	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—
58.0 (1)	74	1	0	0	0	57.3 (1)	38	0	0	0	0	57.7 (1)
58.0 (1)	—	—	—	—	—	57.0 (1)	—	—	—	—	—	57.0 (1)
57.0 (1)	—	—	—	—	—	57.0 (1)	—	—	—	—	—	57.0 (1)
57.0 (1)	—	—	—	—	—	57.0 (1)	—	—	—	—	—	57.0 (1)
57.2 – 58.4 (2)	122	0	1	0	1	57.5 (1)	69	0	0	0	1	57.8(1), 54.4(30m.)(1)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
56.0 – 57.0 (2)	—	—	—	—	—	56.0 (2)	—	—	—	—	—	56.0 – 57.0 (2)
—	71	0	0	4	1	—	—	—	—	—	—	—
55.2 – 56.7 (2)	105	0	1	5	0	55.2 – 55.8 (2)	—	—	—	—	—	54.5 (26m.) (3)
—	97	1	0	0	3	—	—	—	—	—	—	—
56.0 (1)	101	0	0	0	3	56.0 (1)	—	—	—	—	—	56.0 (1)
—	—	—	—	—	—	—	95	1	0	1	0	—
—	—	—	—	—	—	—	103	2	0	1	0	—
59.0 (1)	—	—	—	—	—	59 0 (1)	—	—	—	—	—	59.0 (1)
58.0 (1)	—	—	—	—	—	59.0 (1)	—	—	—	—	—	58.0 (1)
58 0 (1)	—	—	—	—	—	58.0 (1)	—	—	—	—	—	58.0 (1)
59.0 (1)	95	0	3	7	0	—	—	—	—	—	—	59.0 (1)
58 6 (1)	80	0	4	6	0	58.9 (1)	93	1	2	2	0	58.7 – 58.9 (2)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	60.0 (1) (16 th)	93	3	1	11	7	—
—	83	11	0	0	10	—	—	—	—	—	—	—
62.0 (1)	88	8	2	0	2	—	93	2	4	0	12	62.3 (1), 60.6 (24m.)(1)

(2) The temperature records given are surface readings unless otherwise recorded. See Orton, 1928, for full details of surface and other records.

slightly on the 23rd when 11.3 hours of sunshine were recorded. After June 23rd or 24th until July 6th no further spawning occurred corresponding with a spell of cold weather which reduced the River temperatures to 57° to 58°. Warmer weather set in about the 7th and temperatures over the beds rose generally to 58-59, and to 60 or more on the River.

More or less general spawning then began, being especially heavy about the 10th to 12th at the change from the neap to the full moon spring tides. It is therefore seen that although the incidence of spawning varied on the different beds, it did so in correlation with an attainment of a temperature between 58 and 59° with a probability in all instances of a range to 59° or more on the ebb tide and a slightly lower temperature on the flood. It is not possible to fix the exact temperature range at the onset of significant spawning more definitely than this on the Fal beds in 1927.

The occasional spawners found at the approach of the spawning season, it will be noted, have been ignored, for the reason that it has been found empirically that oysters situated in inshore regions or at low water tend to spawn earlier than those on the main offshore beds. Isolated spawning individuals may have been taken in the dredge from an inshore or favourable thermal habitat. A percentage of 2 or more spawners in a dredged sample is a safer criterion for the area examined.

The peak and cessation of spawning.

From July 20th spawning continued mainly in warm weather which maintained the water temperature a few degrees above 60° until the first week in August. The heaviest weekly spawning occurred at the end of July. On August 3rd, however, the bottom (17 m.) temperature at the River Station at half-tide was only 60° and only 50° at 28 m. in the Channel at the southern end of the beds. On August 17th temperatures had fallen to 58-59° on the Banks and 60° at the surface in the River, whilst the bottom temperature in the Channel was only 57°. Cold weather with lack of sun coinciding with the full moon spring tides caused a quick fall in temperature to a low level. Few temperature observations were made during the period August 3rd to 17th, but the records on August 9th and 10th, supported by Meteorological Reports (Falmouth Observatory, 1928) indicate that temperatures had been maintained well above 60° until that date. A fall in temperature, however, soon followed due partly to cold weather and partly to the influx of cold water on the spring tides. Cold conditions were maintained until at least August 18th, but temperatures of 59-60° were general over the beds on the 23rd and 24th. On the 27th temperatures ranged from 59° to 61° over the beds except for a night reading of 58° on Mylor Bank. Similar conditions prevailed on September 5th and 7th but a general homothermous condition at 58° obtained on September 12th and a similar condition at about 58.5° on September 14th. On September 21st a slightly higher homothermous condition occurred at about 59.5°

at H. W. By September 29th, however, temperatures of about 56° were general and the downward trend of the temperature grade established.

The warm conditions in the week beginning August 5th were accompanied by a continuance of spawning, but the fall in temperature with the spring tides on the full moon of August 13th is correlated with the reduction of spawning in the following week to the low level of 0.6 %, and not a single oyster was found as a premature spawner. Still less spawning occurred in the week beginning August 19th although 1.4 % spawned prematurely and temperatures remained about 60°. After August 26th it is clear from the almost total absence of oysters with young that successful spawning ceased, nevertheless the percentage of ripe or nearly ripe females diminished gradually afterwards by some means from 20 % in the week beginning August 27th to 2.2 % in the week beginning November 9th.

The temperature conditions in August and September may be summarised as follows : in the first ten days the level was maintained at 61-63° but fell to about 58-59° during the spring tides centred about August 15th, afterwards rising to 59-60° by the 23rd and maintained about or slightly above this level until September 7th. After that date temperatures fell to about 58° during the full moon spring tides, rose in the following neaps to about 59° and fell again sharply, on the new moon tides at the end of the month, to about 56°.

An inspection of Table 5 and Fig. 1 shows that natural spawning virtually ceased on the beds on the full moon spring tides in the middle of August. This sudden stoppage is correlated with a sudden fall of temperature from about 63° to about 59° and an influx of high salinity water. It is interesting to note that at this time about 10 % of the population were carrying fully developed shelled black larvae ready to be extruded from the parent. The rise in temperature to or above 59° F. on the new moon spring tides at the end of August and in the following week did not result in successful spawning although the analysis of oysters demonstrates that mature ripe females occurred in the high proportion of 17 to 20 %. No spawning occurred on the September full moon tides when temperatures were again reduced nor in the following neap tides when temperatures again rose to about 59° F. During October with the approach of winter conditions no spawning occurred and the percentage of mature females gradually diminished to 8 %.

Successful spawning therefore ceased after the sudden fall in temperature on the full moon tides in August and did not occur afterwards in significant proportion during periods of August and September when the temperature remained at or above the level of 59° F. (=15° C).

Summary of spawning in relation to temperature variation.

Spawning began on the full moon tides of June contemporaneously with the rise in sea-temperature to about 59° F. and diminished to 0.1 % on the full moon tides along with a decrease in temperature to about 57°. Temperatures

rose to 59°-63° in July and early August and spawning was continued throughout the period. A rapid fall in temperature from 63 to about 59° took place around the full moon tides in August and spawning afterwards ceased even though temperatures in August and September fluctuated in periods between 58° to 61°.

Incomplete spawning and incomplete fertilisation in relation to the spawning stimulus.

During the whole of the spawning season, but especially in August, on the Fal Estuary it was found that a large proportion of the newly spawning individuals (Category 1) carried from 20 to 60 % of the eggs in the mantle cavity in an unfertilised condition (Orton, 1927 *b*). A portion of each batch of eggs was fertilised and developed normally to a range of larval stages alongside the unsegmented eggs.

At the same time it was found that the percentage of females which failed to discharge *all* their eggs from the body in the spawning act was unusually high, and rose to 17 % (of the total oysters); whereas in a comparable sample (of 700 individuals) from the Blackwater beds the percentage of incomplete spawners was as low as 2 to 6 %, including, however, an abnormal sample from Thornfleet on August 2nd which had 12 %.

The two phenomena of incomplete spawning and incomplete fertilisation are probably related. It has been shown in an analysis of 1146 oysters with or recently with young (Orton, 1933) that high percentages of incompletely spent gonads occur among oysters which have embryos only a few days old, and much smaller percentages in those which have rather older embryos or larvae, and still smaller percentages one to two months after spawning. Unspent ova are therefore normally and mostly extruded from the gonad within a few days after spawning.

Formerly (Orton, 1927 *b*) it was pointed out that the coexistence of embryos and unfertilised eggs in an oyster might indicate insufficiency of sperm to fertilise all the eggs. But the discovery later that a large proportion of females, especially on the Fal Estuary, have a certain amount of sperm-morulae in the gonad renders this suggestion somewhat improbable if capacity for self-fertilisation be conceded. Moreover, the occurrence among the unfertilised eggs in many individuals of unsegmented eggs with many nuclei indicates that fertilisation had occurred in these cases but under conditions not favouring development. Incomplete fertilisation is therefore most probably a result of an incomplete spawning in response to the spawning stimulus, whereby a portion of eggs is extruded from the gonad with normal fertilisation, while the remainder of the eggs is extruded at some later period usually without but some times accompanied with fertilisation. In the latter event two ages of embryos or larvae occur in one oyster, a condition not uncommon in the Fal Estuary in 1927.

Among the causes of incomplete spawning itself may be over-ripeness with response to a minimal spawning stimulus, or under-ripeness with response to a

maximal spawning stimulus. The nature of the stimulus causing spawning in *O. edulis* is, however, not known. Nevertheless the low level of the temperature on the Fal in 1927, along with the large fluctuations in temperature about the spawning level and other environmental factors coinciding with the marked tidal movements, doubtless provided a wide range of variation in environmental conditions among which must occur those inducing spawning. It is therefore inferred that the fluctuations in temperature around the minimum spawning level offer a partial explanation of the incomplete spawning in the Fal Estuary in 1927. But the continuance of incomplete spawning during July and early August when temperatures rose above the minimum spawning level points to some other factor or factors than temperature level affecting incomplete spawning. One such factor may possibly be absence of insufficient sperm, owing either to (1) paucity of mal oysters on the beds, or (2) incorrect timing of the spawning of the males in relation to the maturing of the females. It is, however, considered unlikely that these factors operated in view of the discovery of almost universal presence of a certain quantity of sperm in females of a sufficiency to effect fertilisation. Thus insufficiency of sperm is regarded as an unlikely explanation of the incomplete fertilisation. It is now realised that one other factor, namely, variation in salinity on the beds, is more probably significant, especially when accompanied by variation in temperature about the level of 59°F.

A considerable excess of rainfall over the average occurred at Falmouth in June, with heavy rains though a sub-normal average rainfall in July, and again a supra-normal average rainfall in August. Salinity observations were made and are recorded in Orton, 1928, Table V, p. 396. June salinities ranged from 33.22 to 33.87 $^{0}/_{00}$ at or near the surface at the River station while at the same time bottom salinities in the St. Just Channel ranged from 34.82 to 35.15 $^{0}/_{00}$, and intermediate values of 34.44 to 34.78 $^{0}/_{00}$ occurred on the Bank stations, e. g. East Bank. In July fewer observations were made but salinities were respectively about 34.1, 34.76, and 35.00 $^{0}/_{00}$ on the River station (surface), East Bank (bottom) and St. Just Channel (bottom). In August salinities were remarkably high at the St. Just Channel Station (bottom) on the three occasions they were investigated 35.28 (the 3rd) 35.23 (the 10th) and 35.24 (the 17th) $^{0}/_{00}$, with about 35 $^{0}/_{00}$ on the Banks and only slightly less at the River Station. As the rainfall was excessive in the month it would seem certain that alternations of very high salinity with undetected relatively low ones occurred. Such fluctuations in salinity may very well account for the correlated incomplete and ineffective spawning.

These high salinities in the upper part of the Estuary appear to be unusually abnormal, since Lumby in a recent survey of salinities in the English Channel (1935) estimates the mean monthly salinity of the upper water layer well off the mouth of Falmouth Estuary as about 35.10 $^{0}/_{00}$, and in August shows the easterly crest of the surface 35.35 $^{0}/_{00}$ isohaline in the middle of the mouth

of the English Channel. Persistent rains continued in September when the rainfall was nearly 70 % above the normal, with reduction of salinities below those found in June (Orton, 1928). It is known that the oyster responds quickly to changes in salinity by absorbing water when transferred to solution of low salt content and by losing water in a solution of high salinity. Fluctuations in the water content of the ripe egg in the body would probably follow that in the body fluid. In this event it is also probable that the delicate mechanism of the maturing egg would be seriously affected and possibly destroyed.

Abortive spawning.

It is clear from the records displayed in Table 5 that after August 12th effective spawning virtually ceased. At this time the same records show that about one fifth of the adolescent and adult population were mature or nearly mature females ready to spawn. This percentage was maintained until the last week in September when reduction in the percentage began, so that by the end of October the percentage of females ready to spawn was reduced to 8.3 %.

During this period no oysters were found with eggs or embryos in the mantle cavity and only four with prematurely extruded ova. The reduction in the percentage of mature females can therefore be accounted for only by abortive spawning during which eggs were extruded from the gonad directly to the exterior. In this period mature females were not infrequently found with a lax gonad with contents in a somewhat fluid state, and were regarded as pathological. There can be little doubt that these individuales were in a phase of abortive spawning.

They occurred as follows : — May, June and July rarely; August., 10.8 % among 406; Sept., 15.4 % among 299; Oct., 30.7 % among 278, and in Nov., 11 individuals out of only 15 mature females found. Similar phases have, however, been observed at the end of normal spawning seasons on both the Fal and Blackwater beds.

III. — COMPARISON OF SPAWNING IN THE FAL AND BLACKWATER BEDS

Comparison of incidence of spawning.

A comparison of the incidence of spawning on the Blackwater and Fal beds in the same season is peculiarly instructive (See Table 9).

Spawning began on the Blackwater beds early in June contemporaneously with the rise in temperature to about 59° F. and increased in the second week, beginning June 7th, to 5.3 %. At the same time on the Fal beds none were found in spawn during the first week and only 0.3 % in the week beginning June 7th when the temperature fluctuated between 58-59 at the River station, but lower temperatures obtained on the main banks. The discrepancy between

total new spawners (i.e. natural and presumed premature) on the two beds in the same period is still more striking, being 3.7 and 9.4 % on the Blackwater in comparison with an unknown small percentage, and only 0.3 % on the Fal (See Table 9, D). On the full moon tides for the week beginning June 15th the percentage of new spawners is about the same 2.7 to 2.9 on both beds, but the total new is 9.0 % on the Blackwater and 4.1 % on the Fal. In this week temperatures ranged about 60.6° F. on the former and 58.6 (River stations) on the latter. In this week 12.9 % of the population were blacksick, i.e. with fully developed coloured and shelled larvae on the Blackwater against only 0.4 % on the Fal.

Spawning therefore began on the Blackwater about a fortnight earlier than on the Fal in correlation with the rise in sea temperature to about 59° one fortnight earlier on the Blackwater than on the Fal beds.

Comparison of the seasonal course of spawning.

A comparison of the course of spawning throughout the season in the two localities can quickly be made from a perusal of Table 9, Sections B, E and D and Fig. 1.

Section B gives the percentage of oysters with undoubtedly normal white embryos, E the percentage of whitesick plus greysick, and Section D the percentage with young embryos from a probable spawning after capture. It has been mentioned that the latter females were probably mostly on the point of spawning and might soon have spawned under an appropriate stimulus had they remained on the beds. Thus the actual percentage of new spawners is not known, but probably lies nearer the total of Sections D and E than that of undoubtedly normal spawners in Section E.

In the first instance it is seen that spawning was at its height in the Blackwater in June, with heavy spawning also during July, except in the week beginning the 14th on the full moon spring tides. On the other hand after a small maximum of spawning on the Fal on the full moon tides in the middle of June, the height of spawning is concentrated in July and early August.

Spawning virtually ceased on both beds about the middle of August. The closest correspondence in spawning on the two beds occurred about June 15 and during July. The accumulative percentage of total newly spawned (Table 9, E) is 43.1 on the Blackwater and 49.0 on the Fal, while that of normal whitesick (Table 9, B) amounts only to 18.2 on the former and 26.3 on the latter beds.

Comparison of percentage of oysters about to extrude larvae, i.e., blacksick.

The percentage of oysters blacksick, i.e., on the point of extruding larvae is of great importance economically, as it is possible to predict closely from this information when the spat may begin to settle. The data are set out in Table 9,

TABLE 9. — Comparison of female spawning of **O. edulis** and sea-temperature variation on the

Dates of moon's quarters 1927	May	June				July			
	●		○		●		○		●
	30	7	15	22	29	7	14	21	28
A. — NUMBER OF OYSTERS.									
Blackwater	831	412	309	416	517	305	456	207	203
Fal	—	331	483	433	760	368	667	456	934
B. — PERCENTAGE NORMAL WHITESICK.									
Blackwater	1.9	5.3	2.9	0.5	0.4	1.6	0.7	2.4	2.5
Fal	—	0.3	2.7	1.4	0.1	4.9	3.6	4.2	5.2
C. — WEEKLY MEAN OF TEMPERATURE (°F).									
Blackwater	59.4	60.0	60.6	58.4	60 7	65.6	63.6	63.5	65.3
Fal (*) (River)	—	58.2	58.6	58.9	57.1	59 4	62.6	62.4	62.2
D. — PERCENTAGE PREMATURELY SPAWNED.									
Blackwater	1.8	4.1	6.1	3.1	3.1	6.6	0.4	2.4	3.0
Fal	—	0.0	1.4	0.0	0.9	0.3	4.9	0.0	1.4
E. — PERCENTAGE NORMAL WHITESICK AND GREYSICK.									
Blackwater	2.4	7.2	6.5	5.1	4.8	3.2	2.7	3.8	3.5
Fal	—	0.6	4.1	2.8	1.0	9.2	6.9	9.5	7.4
F. — PERCENTAGE BLACKSICK.									
Blackwater	0.0	4.4	12.9	5.0	6.0	8.5	7.2	5.3	3.4
Fal	—	0.0	0.4	2.1	2.1	0.5	8.1	5.3	9.6
G. — TOTAL WITH EMBRYOS OR LARVAE.									
Blackwater	4.2	15.7	25.5	13.2	13.9	18.3	10.3	11.5	9.9
Fal	—	0.6	5.9	4.9	4.0	10.0	20.0	14.8	18.4
H. — PERCENTAGE MATURE AND NEARLY MATURE FEMALES. (UNSPAWNED.)									
Blackwater	28.9	26.0	17.9	15.9	19.4	16.5	13.6	8.8	8.8
Fal	—	27.5	26.4	31.8	33.4	37.0	31.0	41.9	28.9
I. — PERCENTAGE TOTAL FEMALE-FUNCTIONING.									
Blackwater	33.1	41.7	43.4	29.1	33.3	34.8	23.9	20.3	18.7
Fal	—	28.1	32.3	36.7	37.4	47.0	51.0	55.7	47.3

(*) Fal temperature means cover only such observations as were made in the period (see Orton, 1928, p. 390) and

Blackwater and Fal Estuaries, 1927. — (Weekly means from the days beginning the moon's quarters.)

August				September				October				Accumulative Total %
	○		●		○		●		○		●	
5	13	19	27	4	11	18	25	4	10	17	25	
102	104	—	—	—	385	—	—	132	101	102	—	
437	503	292	185	250	614	267	271	641	630	714	265	
0.0	0.0	—	—	—	0.0	—	—	0.0	0.0	0.0	—	18.2
3.0	0.6	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26.3
67.4	64.8	63.3	61.4	63.3	59.7	58.7	54.6	54.2	54.0	52.0	53.2	
—	59.6	60.0	61.0	60.5	58.3	59.5	55.5	—	—	—	—	
1.0	0.0	—	—	—	0.0	—	—	0.0	0.0	0.0	—	32.3
3.4	0.0	1.4	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	14.4
2.0	1.9	—	—	—	0.0	—	—	0.0	0.0	0.0	—	43.1
5.3	1.2	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	49.0
2.9	2.9	—	—	—	0.8	—	—	0.0	0.0	0.0	—	59.3
11.0	9.3	3.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.3	0.0	0.8	53.8
5.9	4.8	—	—	—	0.8	—	—	0.0	0.0	0.0	—	
19.7	10.5	5.8	0.0	0.4	0.0	0.0	0.4	0.5	0.6	0.0	0.8	
6.8	2.9	—	—	—	1.3	—	—	1.5	4.0	3.9	—	
18.3	23.7	17.5	20.0	17.6	21.7	19.9	16.6	13.4	12.3	12.0	8.3	
12.7	7.7	—	—	—	2.1	—	—	1.5	4.0	3.9	—	Max. % 59.5
38.0	34.2	23.3	20.0	18.0	21.7	19.9	17.0	13.9	12.9	12.0	9.1	do. 68.9

are not regular bi-daily observations as were those on the Blackwater (see p. 1014).

Section F and Fig. 1, 2 D. On the Blackwater the percentage of oysters blacksick rose to 12.9 as early as the middle of June when only 0.4 % were present on the Fal. As the parent oyster normally extrudes its larvae soon after the black stage is reached and the larvae may develop to the settling stage after about 10 days of free life in the sea, it follows that a heavy spatfall may be expected within 10 days to a fortnight after 5 to 10 % of the oysters are found blacksick. Larvae would therefore be expected to be ready to settle in abundance on the Blackwater at the end of June in 1927. On the other hand a corresponding abundance of larvae in the sea did not occur in the Fal until July-August. Good percentages of blacksick oysters persisted on the Blackwater until the middle of August and until the third week in the same month on the Fal.

These differences are characteristic of these two localities as is shown by investigations in other years, except that in a normally warm season abundance of larvae may persist on the Fal Estuary until as late as the beginning of September (See Orton, 1926, p. 205). The main spatting period on the Blackwater extends therefore from about the end of June to about the middle of August, but from the middle of July to about the middle of September on the main Fal beds. It is probable, however, that breeding begins earlier, i.e. in early June, on the upper beds of the Fal River proper, which could not be investigated, so that the length of the breeding season in the whole of the Fal River and Estuary is actually longer than on the Blackwater.

Comparison of percentage of potential females in the populations.

The weekly percentages of mature and nearly mature unspawned females are given in Table 9, Section H and those of total female-fuctioning, i.e. including those about ready to spawn and those with embryos and larvae in Section I.

As the eggs after extrusion from the body require to be incubated from including those about ready to spawn and those with embryos and larvae, in about 7 to 10 days, according to the level of the sea-temperature, before the resulting larvae are liberated, it follows that at the lower temperatures some larvae will be retained more than one week and will therefore be recorded twice in the statistics given above, *but in successive weeks.* The rate of development of oyster embryos *in situ* in the parent in relation to temperature is not known with sufficient accuracy to permit of more than this general statement. At the end of the season on the Fal embryos may be retained two weeks or more, and one instance was noted in 1927 of retention of larvae by an oyster in the Plymouth tanks until December 1st. The retention of larvae therefore tends to be prolonged at low temperatures.

Thus the total percentage of female-functioning is not given at once by the weekly proportions shown in Section I. The highest weekly percentages of

total female-functioning on the Blackwater grounds were 43.4 in the week beginning June 15th and a secondary peak of 34.8 in the week beginning July 7th. Allowing for the oysters which spawned before the latter maximum was reached it has been shown herein (p. 1010) that approximately 59.5 % of the population were females or had produced larvae in or before the week beginning July 7th. On the Fal weekly percentages of total females rose gradually to a maximum of 55.7 in the week beginning July 21st, and afterwards slowly declined. Prior to this date it has been shown (p. 1021) that 13.2 % had spawned and shed their larvae, therefore 68.9 % of the population were potential females in 1927. The proportion of the population developed as females was higher on the Fal than on the Blackwater by $68.9 - 59.5 = 9.4$ %. It has however been shown that the Fal oysters spawning in June may constitute different populations from those on the main beds, and that therefore it is advisable to deduct the spawnings in June, 8.6 %, from the total to avoid a possible over-estimation. When this is done, the totals estimated for the two beds are about the same. There is no doubt that when all the different sex-categories (intersexes) have been analysed the percentage of potential females will be somewhat increased for both the Blackwater and Fal (see Fig. 4, p. 1048).

It is noteworthy that on the Blackwater the increase in percentage of females corresponds with an increase in the sea-temperature, and that the secondary maximum on the Blackwater coincides with a secondary maximum in the trend of the seasonal rise in temperature. Similarly the maximum percentage of females on the Fal is attained after a sustained rise in temperature. This correspondence is considered causally significant, and it has been shown in unpublished work that female phases are superimposed rapidly on various male phases, especially at the beginning of the spawning season. The cause of the production of eggs in association with the increase in temperature is being investigated.

The weekly percentage of mature or nearly mature females, i.e. those almost ready to spawn, corresponds roughly with that of the total females, but varies with the amount of spawning in each week. There is a maximum on the Blackwater of 28.9 at the beginning of the spawning season and a secondary maximum in the week beginning June 29th. On the Fal there is a gradual rise from the beginning of the spawning season to 37 % in the week beginning July 7th and a secondary maximum of 41.9 in the week beginning July 21st. The figures on the Fal are much higher at this date than those on the Blackwater, and since far fewer had spawned the females ready to spawn on the receipt of the appropriate stimulus had accumulated, whereas those on the Blackwater had spawned mostly soon after becoming ripe.

The mature females on the Blackwater had become almost exhausted (2.9 %) by the middle of August, whilst as has been noticed already, the percentage at that time on the Fal ranged about 20 % and did not decline significantly until the end of September and October. Thus about 20 % of the population func-

tioning as mature females failed to produce young on the Fal in 1927, as against only little more than 1 % on the Blackwater.

Total percentage with young (embryos or larvae).

The percentage of oysters with young, i.e. embryos or larvae, is given in Table 9, Section G, and well shown in Fig. 1, graph 2. The latter graphs bring out in a striking manner the difference in the seasonal spawning in the two localities in 1927. On the Blackwater the percentage, already 15.7 in the week beginning June 7th, rises to a maximum of 25.5 in the following week. A secondary maximum occurs in the week beginning July 7th and thereafter the percentage declines steadily to the middle of August and probably until middle September. On the Fal a sudden rise to 5.9 % occurs in the week beginning June 15th followed by slightly lower percentages until July 7th when the percentage rises to 10 % and in the following week to a maximum of 20 %. Afterwards a slight decline occurs followed by a secondary maximum in the period July 28th—August 12th. There is then a sharp decline to zero at the end of August with only a trace of spawning in September-October. There is a marked similarity in the graphs of the two sets of data with a lag of the Fal on the Blackwater of about one fortnight corresponding to the initial lag in the full attainment of the spawning temperature.

Percentage with colourless shelled embryos.

The graphs depicting percentages with colourless shelled embryos Fig. 1, 2 C, show little correspondence with either natural or total new spawning on the Blackwater; there is, however, in the beginning of the spawning season an indication of a lag of about a week in the rise to a maximum of about 5 %. On the Fal the lag is hardly perceptible at the beginning of the season, and shows little relation to either natural or premature spawners later. At the end of the effective spawning season there is a lack of this category corresponding with the normal spawners. The lack of correspondence of frequencies of this category to either the younger embryos or the older ones is explained by the rapidity through which this phase of development is passed.

The shelled stage is reached in about 3 ½ to 4 days according to temperature level and the black stage in about 5 or 6. The uncoloured shell stage may therefore be completed in about 1 ½ to 2 days.

At the end of the spawning season with low and falling temperatures the uncoloured stage may, however, persist more than a week, and it would appear that the blacksick stage is acquired very slowly and with difficulty under these conditions.

Spawning in relation to tidal phases.

It is readily seen from Table 9, p. 1036, Sections B and E, that spawning is indiscriminate in the various tidal phases on both the Fal and Blackwater grounds

when the samples are grouped in periods beginning on the dates of the moon's quarters. On the Blackwater individuals carrying embryos and larvae aged one to about four days old (Section E) show a continuous periodical percentage for June and July varying from 2.7 to 7.2. Similar figures for the Fal occur in July and early August, showing a continuous range from 9.2 to 1.2. Therefore it is evident that no marked periodicity in breeding occurs when the samples are grouped in periods each beginning on the date of the moon's quarter.

The samples have also been grouped in periods centred on the date of the moon's quarters in Tables 2 and 6 and are summarised with those given in Table 9 in Table 10, p. 1042. In the upper part of this Table the percentages respectively of normal whitesick (=NW) and normal whitesick plus greysick (=NW+Gr) spawning in each of the four tidal phases, i.e. neaps preceding full moon, full moon, neaps preceding new moon, and new moon, are given for the Blackwater and Fal; the percentages for groupings on dates beginning the moon's quarters are given in block type (Series A) and those centred on the moon's quarters in the Series B in ordinary type. Weekly or short period means of temperature are given and those ranging near the lower spawning limit are shown in italics.

The aggregate percentages for each series of comparable tides, e.g. neaps, 2nd Quarter=N^2, is given below to offer a criterion of comparison. These aggregate percentages are arranged in the lower part of the Table (**10**, 3) in numerical order for both the A and the B method of grouping for both Blackwater and Fal.

The frequencies of the numerical order of the four tidal phases are collected into tabular form for both A and B and also for A and B combined.

From this analysis it is clear that when the samples are grouped in periods beginning on the dates of the moon's quarters, that is the A series, there is shown a distinct tendency for a greater proportion of spawning to occur in the neap tides preceding the full moon spring tides. On the groupings centred on the moon's quarter days, series B, there is no preponderance of spawning on any phase of the tide. On combining the results of the two methods of grouping there still remains the indication of preferential spawning on the neaps preceding the full moon tides.

Thus in 1927 there is no indication of such periodicity of spawning in the Fal on the full moon tides as was found in 1925 (Orton, 1926). The peculiar weather and hydrographical conditions in 1927 no doubt affected the sequence of spawning as is clearly shown in Fig. 1. There is however no ground for concluding that lunar periodicity in spawning does not occur on the Fal in favourable seasons. The spawning behaviour of many marine species, it is now becoming clear, depends upon the local general hydrographical and biological conditions, therefore a difference in behaviour in the same locality when conditions are abnormal is to be expected. The spawning of *Mytilus edulis* in

TABLE 10 (1). — New spawning of **O. edulis** in relation to tidal phases on the Blackwater and Fal B (figures in smaller type) weekly periods contred on date of moon's quarters. — The percentages of given for the total of presumed premature spawners and normal whitesick in 10 (2). Mean tempera-

	10 (4)		Neaps (= N²)			Full Moon		
			N. W. %	N.W.+Gr.%	T. in °F.	N. W. %	N.W.+Gr.%	T. in °F.
May	Blackwater	A	—	—	—	—	—	—
		B	—	—	—	—	—	—
	Fal	A	—	—	—	—	—	—
		B	—	—	—	—	—	—
June	Blackwater	A	5.3 (*26.0*)	7.2	60.0	2.9 (*17.9*)	6.5	60.6
		B	6.4 —	8.7	—	3 3 —	6.2	—
	Fal	A	0.3 (*27.5*)	0.6	*58.2*	2.7 (*26.4*)	4.1	*58.6*
		B	0.6 —	0.6	—	0.0 —	1.7	—
July	Blackwater	A	1.6 (*16.5*)	3.2	65.6	0.7 (*13.6*)	2.7	63.6
		B	0.6 —	0.6	—	1.6 —	3.2	—
	Fal	A	4.9 (*37.0*)	9.2	59.4	3.6 (*31.0*)	6.9	62.6
		B	0.0 —	0 4	—	3.8 —	8.9	—
August	Blackwater	A	0.0 (*6.8*)	2.0	67.4	0.0 (*2.9*)	1.9	64.8
		B	1.6 —	2.9	—	— —	—	—
	Fal	A	3.0 (*18.3*)	5.3	—	0.6 (*23.7*)	1.2	59.6
		B	6.5 —	8.1	—	1.5 —	3.8	—
Aggregate percentages for NW, and NW+Gr.	Blackwater	A	6.9 —	12.4	—	3.6 —	11.1	—
		B	8.6 —	12.2	—	4.9 —	9.4	—
	Fal	A	8.2 —	15.1	—	6.9 —	12.2	—
		B	7.1 —	9.1	—	5.3 —	14.4	—
Aggregate percentages for NW+P.	10 (2) N.W.+P.							
	Blackwater	A	—	18.6	—	—	10.1	—
		B	—	19.9	—	—	14.8	—
	Fal	A	—	11.9	—	—	13.2	—
		B	—	9 5	—	—	10.7	—

Estuaries in 1927 for : A (figures in large type) weekly periods beginning on date of moon's quarters; normal whitesick, and normal whitesick + greysick, are shown in detail; aggregate percentages only are tures are given in °F, and percentage unspawned ripe and ripening females in brackets in italics.

Neaps (= N⁴)			New Moon				
N. W. %	N.W. + Gr. %	T. in °F.	N. W. %	N.W. + Gr. %	T. in °F.		
0.0 (37.6)	0.0	*58.2*	1.9 (28.9)	2.4	59.4		
0.0 —	0.0	—	2.0 —	2.5	—		
—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—		
0.5 (*15.9*)	5.1	*58.4*	0.4 (*19.4*)	4.8	60.7		
1.0 —	6.9	—	0.0 —	6.5	—		
1.4 (*31.8*)	2.8	58.9	0.1 (*33.4*)	1.0	*57.1*		
3.9 —	4.3	—	0.5 —	2.6	—		
2.4 (*8.8*)	3.8	63.5	2.5 (8.8)	3.5	65.3		
0.5 —	2.1	—	4.8 —	7.7	—		
4.2 (*41.9*)	9.5	62.4	5.2 (*28.9*)	7.4	62.2		
4.8 —	8.1	—	2.5 —	6.6	—		
— —	—	63.3	—	—	61.4		
0.0 —	1.9	—	—	—	—		
0.3 (*17.5*)	0.6	60.0	0.0 (*20.0*)	0.0	61.0		
0.2 —	0.8	—	0.5 —	0.5	—		
2.9 —	8.9	—	4.8 —	10.7	—	18.2	43.1
1.5 —	10.9	—	6.8 —	16.7	—	21.8	49.2
5.9 —	12.9	—	5.3 —	8.4	—	26.3	48.6
8.9 —	13.2	—	3.5 —	9.7	—	24.8	46.4
—	9.1	—	—	12.7	—	—	50.5
—	10.3	—	—	11.7	—	—	56.7
—	7.3	—	—	7.6	—	—	40.0
—	13.2	—	—	7.1	—	—	40.5

Sum of aggregate percentages

TABLE 10 (3). — Aggregate percentages for normal whitesick and normal whitesick plus greysick

A								
Numerical order	Blackwater		Fal		Totals for tidal periods			
	NW	NW + Gr.	NW	NW + Gr.	NM	N²	FM	N⁴
1	6.9 N²	12.4 N²	8.2 N²	15.1 N²	—	4	—	—
2	4.8 NM	11.1 FM	6.9 FM	12.9 N⁴	1	—	2	1
3	3.6 FM	10.7 NM	5.9 N⁴	12.2 FM	1	—	2	1
4	2.9 N⁴	8.9 N⁴	5.3 NM	8.4 NM	2	—	—	2

NW = Normal whitesick. Gr. = Greysick. P = Prematurely spawned.

Passamaquoddy Bay, Bay of Fundy, in 1930 tended to occur monthly after the new moon spring tides from June to September (Battle, 1932). In England the general tendency is for *Mytilus edulis* to spawn once during the year in April-May. Recently Marshall and Stephenson (1933) adduced evidence that the coral, *Pocillopora bulbosa,* on Low Isles, Great Barrier Reef, in 1928-29 breeds discontinuously about the time of the new moon from December to April, but at the full moon during the months of July and August.

Since a species may vary in spawning behaviour in different localities, there is good ground for anticipating variation in spawning behaviour in one species in one locality in correlation with varying general biological conditions in different spawning seasons. Continuous observations over a period of years are thus generally desirable in investigations on spawning behaviour.

Rate of development of egg to veliger in oysters in the sea.

It is clear from the observations on the Blackwater that eggs develop in the mantle cavity of the oyster in the sea to the mature coloured bivalve larva in about a week at a mean temperature of about 59.4° F.

In the first week of spawning, beginning May 30th, there were 3.7 % total new spawners, i.e. whitesick (including 1.9 % normal), 0.5 % greysick, i.e. uncoloured larvae, with more or less development of the shell, but none blacksick. In the second week 4.4 % blacksick were found. There can be no doubt that the latter blacksick are the representatives on the beds of the whitesick

for each tidal phase arranged in numerical order for periods A and B for Blackwater and Fal.

B								Totals A + B for tidal periods			
Blackwater		Fal		Totals for tidal periods							
NW	NW + Gr.	NW	NW + Gr.	NM	N^2	FM	N^4	NM	N^2	FM	N^4
8.6 N^2	16.7 NM	8.9 N^4	14.4 FM	1	1	1	1	1	5	1	1
6.8 NM	12.2 N^2	7.1 N^2	13.2 N^4	1	2	—	1	2	2	2	2
4.9 FM	10.9 N^4	5.3 FM	9.7 NM	1	—	2	1	2	—	4	2
1.5 N^4	9.4 FM	3.5 NM	9.1 N^2	1	1	1	1	3	1	1	3

NM = New moon. N^2 = Neaps, 2nd quarter. FM = Full moon. N^4 = Neaps, 4th quarter.

and greysick of the preceding week, since spawning began after May 30th (See Table 1, p. 1004). Similarly, a percentage of 0.3 normal whitesick plus 0.3 % greysick on the Fal in the week beginning July 7th was succeeded in the following week by 0.4 % blacksick; and 2.7 % normal whitesick plus 1.4 % greysick in the week beginning June 15th, followed by 2.1 % blacksick in the following week, and there can be no doubt that these blacksick are the representatives on the beds of the white and greysick taken during the previous week. Sea-temperature on the Fal during this period ranged between the weekly means of approximate 58.6° and 58.9° F.

The lag of one week on the appearance of blacksick on whitesick is shown in the graphs 2B and 2D in Fig. 1, p. 1005, especially well on both beds at the beginning of the spawning season, and throughout the season on the Fal grounds. The succession of blacksick after whitesick is not so well shown in the graphs for the Blackwater after the middle of July, when irregular spawning is related with fluctuations in temperature. As this fluctuation in temperature occurred at a high level, it is probable that development to the blacksick stage was more rapid than at lower temperatures, and followed by quicker extrusion of larvae.

Period of incubation of young in the sea.

The examination of large samples of oysters in successive weeks during the spawning period renders it possible to deduce approximately the length of time oyster larvae are retained within the parent in the sea.

The graphs of whitesick given in Fig. 1 at 2 B and 2 A and B in relation to the blacksick in 2 D give not only the period elapsing between these two stages but also the approximate time the larvae are retained within the parent. For example the 10 % whitesick (including at least 5 % normal) found on the Blackwater beds in the week beginning June 7th is followed by 12.9 % blacksick in the following week, but only 5.0 % a week later. It is clear that most if not all of the 12.9 % blacksick discharged their larvae soon after the blacksick stage was reached, as the 5.0 % are clearly the outcome of the 6.5 % new spawners in the previous week. On the Fal grounds the graph of the blacksick shows a close lag of one week in rise and fall on the natural whitesick proving that the average discharge of the larvae occurs approximately after a week of incubation.

These results agree entirely with those found in investigations in 1925 (Orton, 1926). As the latter results were based on single weekly samples it was possible to estimate the period of incubation at 7 to 10 days, but with the more frequent sampling in the present investigation, it is now possible to estimate the average period of incubation more closely at about 7 days, with, however, indications that the larvae when mature may be retained for a few days longer.

These results confirm empirical observations and are valuable for economic purposes.

IV. — DISCUSSION ON SEX-CHANGE IN OYSTER POPULATIONS

The examination of large numbers of individuals weekly throughout the spawning season of 1927 has established the broad fact that about 50 % or more of the population (ca. 60 % on the Fal and ca. 60 % on the Blackwater, See p. 1039) functioned as females or were potential female spawners. The percentage of females increases at the approach and during the beginning of the spawning season to a maximum and afterwards diminishes as the animals reach full maturity and spawn. The figures given in Tables 1 and 5 prove that many of the females become nearly mature early in the spawning season, but reach full maturity at various intervals — extending to many weeks — later. On the Blackwater in 1927 the females matured rapidly and spawned except for a small remnant during August, whereas on the Fal 20 % of the population which were then maturing or mature females had not then spawned, but did spawn ineffectively later (See p. 1034). In addition to these definite percentages of females small increments will be made later when several categories of intersexes (herein omitted) have been fully analysed.

With the establishment of the important facts that 50 % or more of the population of oysters on the Fal and Blackwater beds were females in one year, and that the females reach a maximum and afterwards decline by successive spawnings, it is now possible to utilise observations made on this

aspect during other years for information on population sex-change. In investigations on the Fal grounds in 1925 it was found that samples of oysters from Turnaware Bar and East Bank on July 8th and 15th respectively each showed about 46 % females either ripe or with young (Orton, 1926). There can be no doubt that other members of these populations had functioned as females before this time, and it is probable that more females would be produced later. Thus in 1925 it is certain that at least 50 % of the population functioned or were matured as females. In this year spawning was normal and continued to the end of September, when the percentage of unspawned ripe females was reduced to 4 to 7.6 %. In 1925, therefore, about 50 % of the population did function as females.

In 1926 examinations of samples from the Fal are recorded in Orton, 1926, p. 979, and show already in June an average of 32.2 % mature or nearly mature unspawned with a few spawned females and 12.7 % of mixed sexes, which would mostly spawn as females, giving a total of 45 % potential females. Later observations (unpublished) show that the percentage of potential females rose well above 50 % at the end of June (See Fig. 4, p. 1048).

Therefore in three successive years on the Fal grounds there has recurred in each spawning season a total of 50 % or more females in the population. It has also been shown that in 1925 and 1927 most of these females spawned either effectively or ineffectively, so that there could only remain a small percentage of unspawned females at the end of the spawning season. In 1926 it was found (See Fig. 4, p. 1048) that the unspawned females at the end of the season amounted to about 5 % of the population.

In the three successive seasons the percentage of unspawned females was reduced to a level of about 5 %. It is, however, improbable that eggs retained until the winter are held over to be spawned in the following summer. Absorption or rejection of the eggs usually occurs with assimilation of the absorbed products into the tissues (Orton, 1924 and 1933).

The same sequence of 50 % females which are almost expended during the spawning season can be shown to occur in successive years on the Blackwater beds (Orton, 1926, p. 979). In June 1922 48 % were female-functioning; in July 1924 after many females had spawned and shed their larvae, at least 32 % females still remained; and in 1926 in June, 45 % were female although many females had shed their larvae as is shown by the records of earlier samples (See Orton, 1926, p. 979).

It is therefore established that on English Oyster beds i.e. Blackwater and the Fal, there is a succession year after year of at least 50 % or more females in the populations. These females develop in the spring, become expended during the summer and autumn except for a remnant of about 5 %, which in all probability do not pass over into the following season as mature females. Half of the population (at least) develop into females each year. As it is known

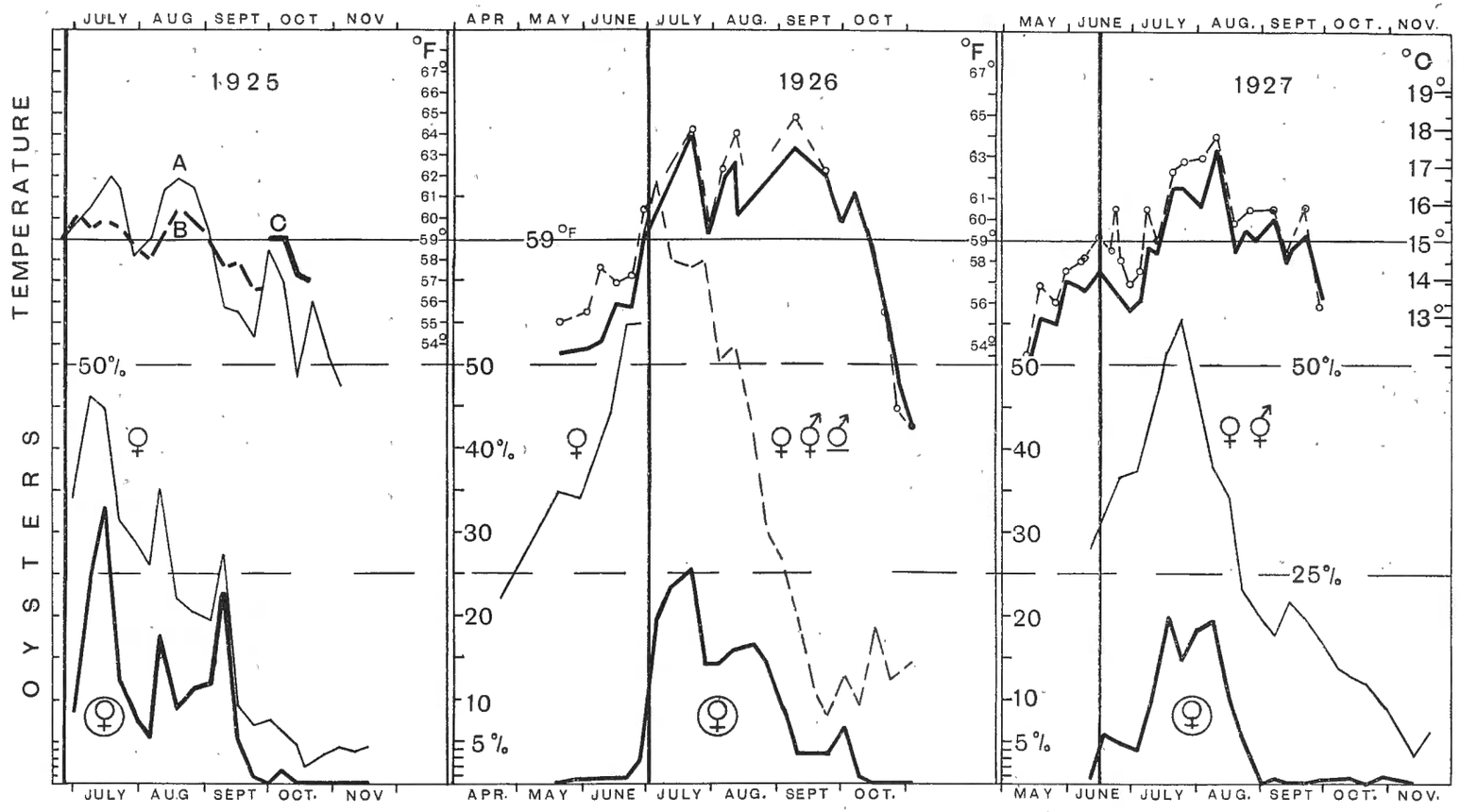


FIG. 4. — Seasonal variation in sea-temparture, percentages of total female-functioning and total (normal) oysters with young (♀) on the Truro beds, Fal Estuary, for the years 1925, 1926 and 1927.

Mean sea-temperature for short periods of a few days or isolated readings for the Bank Stations (see Orton, 1928) are given by the thick continuous line graphs. Similar readings for the River Station are given by the thin broken-line graph with circles. In 1925 sea-temperatures, C, are available only for October, and the graph A is of mean air-temperature and B an estimate (probably low) of sea-temperature. Total female (virtually pure) is given by the continuous thin-line graph in 1925 and 1926, but in 1927 includes ♂ forms which would function as ♀'s. The thin broken-line graph for 1926 includes besides ♀ and ♂ some female-like males indistinguishable from females by the naked eye, and not identified microscopically; the sex of all other oysters was confirmed microscopically.

A thick vertical line is drawn at the first sharp rise in the graph for total spawning oysters, and cuts the temperature graph in 1926 and 1927 at about the level of 59° F = 15° C.

The percentages recorded are derived from samples examined and grouped in short periods of 1 to 5, and usually 3, days in successive weeks.

(Orton, 1927) that after spawning the female oyster reverts to a male phase, and as also in the early spawning season rather more than 50 % of the population may be mature males, it follows that *Ostrea edulis* on the English oyster beds named is female one year and male in the following, reverting to the female phase every other year on the average. Since, however, more than 50 % of the population may be female in successive years, it follows that a proportion of reversions to the female phase must occur in less than one year. These quicker reversions probably occur in the well-nourished older oysters.

It is emphasized that these observations appertain to the adolescent and adult section of the population, which includes on English beds oysters mainly three or more *years* old.

GENERAL DISCUSSION

The study of the incidence of spawning on the Blackwater and Fal Estuaries in 1927 has elicited virtual proof that oysters, *O. edulis*, on these beds begin to spawn, if the general biological conditions are otherwise favourable, when the sea-temperature in its normal gradual seasonal rise has attained a level of about 59° F. = 15° C. The evidence is clear in this instance for the Blackwater, but absence of records in a critical week-end on the Fal leave it possible that spawning began when sea-temperature was about 58°-59 F. The records for the Blackwater indicate that a sudden rise to 59-60° from 51-52° F. in four days early in May apparently did not induce spawning. On the other hand a fall in temperature after the spawning season had begun arrested spawning at the end of June on the Fal, where it is probable that temperature fluctuation was the cause of the arrest in spawning, as salinity observations (Orton, 1928) showed no greater range than in the preceding two weeks when spawning occurred. Observations of this kind should, however, be repeated over a number of years before the relationship can be regarded as clearly established. These facts are of importance in assessing the role of temperature in the maturing and spawning of female *O. edulis*. There can be little doubt that egg-development is a function of time and temperature as advocated by Helland-Hansen (1908), but there is equally little doubt that egg-development does not proceed at the lower levels of temperature to which oysters are subjected in certain habitats. The temperature below which egg-development is inhibited is, however, not yet known, but as feeding activity is probably inhibited below about 5° C. and little occurs below about 10° C. according to Savage's work (1925) on *O. edulis* in the sea, and as feeding also ceases at about 5° C. in *O. virginica* as is shown by the work of Nelson (1923) and Galtsoff (1928) and in *O. lurida* by Hopkins (1931) it is probable that metabolism of reproductive elements ceases above this minimum temperature. Spärck concludes that egg-development does not occur below 10-12° C. (1924). From the probable absence of spawning observed on

the Blackwater in early may when the temperature rise suddently to 59-60° it would seem that either no individuals had then reached maturity or that a somewhat sustained period below a temperature of 59° is necessary for maturation. When the relationship between the minimum effective anabolic temperature and egg-development is established, it may be possible to calculate the period required for the attainment of female maturity from a given initial phase of female potentiality.

It is certain, however, that the mature female will not spawn naturally until invoked by the spawning stimulus, or stimuli, amongst which a temperature level of at least 58-59° F. seems to be essential. Information on the development of females is given in Fig. 1, p. 1005, but it cannot be dealt with adequately until the seasonal variations in categories of individuals other than those given in this paper are discussed.

The factors which may possibly contribute to the spawning stimulus have been previously discussed (Orton, 1926) when the suggestion was made that decrease of pressure with increase of temperature at low water may be the most important. In view of the occurrence of periodicity in spawning of many marine animals which live below low water mark and in some cases (e.g. *Centrechinus setosus*) in the Mediterranean Sea where tides are almost negligible, it would seem that other factors are of greater importance. Fox (1923) has discussed the factors likely to operate in the curious case of *Centrechinus*, which spawns in the full-moon period, without arriving at a satisfactory conclusion.

In 1925 *O. edulis* exhibited periodicity in spawning at the full moon periods on the Fal Estuary, as is shown in Fig. 4, p. 1048 (see Orton, 1926), so that the spawning stimulus in *O. edulis* may very well be of the same general kind as that operating in other marine animals which exhibit this phenomenon.

In a reconsideration of the factors likely to operate in periodical spawning, it would seem that some internal as well as external factors are important. Such an internal factor may be bound up with oxygen consumption as Fox surmised. Egg-development is accompanied by increased metabolism and, it may be presumed, a high rate of oxygen consumption. It seems probable that when a phase of egg-development is being completed, the oxygen consumption will decline. Thus, as the female becomes sexually mature the oxygen consumption will fall, and the animal may reasonably be expected to be susceptible to slight changes in oxygen content in the medium. Thus, alternations of excess and deficiency in the oxygen content of the medium such as may be brought about by the conditions accompanying exposure and immersion of intertidal animals, may provide a spawning stimulus. In animals living below low water a threshold of excess oxygen may operate as such. If this is indeed the case, it should not be difficult to obtain experimental evidence with suitable animals.

The facts presented with regard to the percentage of the adult population which develops femaleness in one season yield the broad deduction that at least

50 % pass through the female stage. This is most clearly shown in the Fal records where the female stages were accumulated in the early part of the season owing to the arrest of spawning by the unusually slow rise in sea-temperature. On the Blackwater the proportion reaching the female stage is somewhat obscured by the removal of a moiety, i.e., the early spawners, while others are developing femaleness. It follows, therefore, that a sequence of analysis of samples may be necessary on certain types of beds to determine the proportion of the population which becomes female. On beds which have the hydrographic characteristics of the Fal Estuary, namely, a slow rise in sea-temperature and a relatively low minimum temperature extending over a considerable part of the spawning season, females will tend to accumulate during the early stages of the spawning season. The Danish, German and some of the Norwegian habitats probably approach this type. Möbius (1877) long ago inferred that 44 % of the population were females from the following records :

Date.	Oysters.	Whitesick.	Blacksick.	Total.	%
June 16, 1873 . .	112	5	4	9	8
July 6, 1873 . .	63	7	6	13	20.6
Aug. 12–17, 1869.	480	—	—	72	15.8

Although Möbius' figures are erroneously derived from different seasons, they do nevertheless indicate that 50 % may probably be female, as his observations would not cover the whole of the spawning season in either year, and additional spawners may reasonably be inferred. Of the Danish oyster beds in the Limfjord Spärck (1924) records the examination of about 100 oysters in the pre-spawning period in 1920 and the recognition of nearly 50 % female stages. He also gives occasional records of examinations of samples for oysters with young and concludes that at the beginning of the breeding season, i.e. usually in June, 15 % of the stock will have young and that a decreasing percentage will be found with young until the middle of August. Thus there seems to be little doubt that 50 % of the oyster stock in the Limfjord will breed in some years as females. Hagmeier's observations (1916) on the weekly percentages of oysters with young in the tanks at Sert in Sylt in 1912 give indications of a relative small percentage of female development in that particular population, which occupied an abnormal habitat.

On the other beds which have similar hydrographic characters to those on the Blackwater, namely, rapid rise in temperature to a high maximum (See Fig. 1, and also Orton and Lewis, 1931) with a rapid fall in the autumn to a low winter minimum, some females begin to spawn early while others are maturing

rapidly, and there will be a tendency for all individuals with the potentiality for femaleness to develop relatively early in the season. Thus the females overlap in spawning and development and become exhausted soon after midsummer. It is probable that the Dutch, some of the warmer Norwegian oyster-pols and many French beds are of this or a similar type. Hoek's records (1902) of the examination of samples, mainly out of the spawning season, show a high proportion of females, namely 46 %, and very high percentages among what he called the good and very good, or well-fished classes. In another sample of 190 oysters examined at the end of June, early in the spawning season, Hoek (1884) records 31 with young and 49 female, that is, 42 % total female in the sample *at that date*.

On the French beds Dantan (1913) from examination of isolated samples concluded that only 25 % of the population of three year old oysters attain the female stage at Arcachon, but it would appear that further seasonal observations are desirable. Gerbe's (1870) records for one year old oysters are interesting and can now probably be interpreted more accurately. He examined 435 brood in nine or ten lots of 40 to 50 over the period June 15 to July 31, 1870, at intervals of about five days, and gives only a summary of his findings as follows : 35 with young, 127 ripe females, 189 males, 6 hermaphrodite, and 78 doubtful, which may have emitted spawn. It would however be incorrect to assume that he found $\frac{35+127}{4.35}$ % females, since it will be seen from the investigation described herein that females mature during the early part of the season (and especially also during the season in the case of very young individuals (Dantan, 1913 and Orton, 1922) and spawn and become expended gradually. Thus the maturing females reappear in a succession of samples taken at short intervals of time as is shown in Tables 1 and 5. The actual percentage of females in Gerbe's samples is therefore probably small. In Table 11 is given an analysis of the spawning intensity among the population (column 5) and among the unspawned ripe and ripening females (column 10) on the Blackwater in 1927. On the assumption of the same kind of intensity amongst Gerbe's material, it is possible to estimate the percentage of females in the population he sampled at round about 15 to 20 %. It is important that Gerbe does not state that his material was taken at random. In 1922, the year following an unusually hot summer when a good spatfall occurred on the Blackwater, about 10 % of a single sample of *selected* large 1921 spat were found with young in August (Orton, 1922). Dantan also (1913) found 6.7 % female in a single sample of 133 brood examined in August. High percentages of females among older oysters may therefore be predicted to occur on the warmer French grounds, e.g. Arcachon and Morbihan, and a similar rapid exhaustion may occur to that recorded for the Blackwater beds. New observations are however desirable.

It would be highly interesting to know what occurs on the Italian beds at Taranto, where winter temperatures are relatively high (ca 13° C., as is shown

by the charts of the London Meteorological Office 1912-1915) and spawning is recorded from April to October (Dean, 1891). It is possible that the population may be entirely different from those found in England. Helland-Hansen (1907) is of the opinion that the whole stock of *O. edulis* breed (as famales) in one season in the warmer oyster-pols of Norvay.

TABLE 11. — Spawning intensity among the population and among mature females on the Blackwater oyster beds in 1927.

Dates of moon's quarters		Popula-tion	Interval in days between sampling	N.W.+Gr. % spawned and removed	Accumu-lative % spawned as female and removed	% un-spawned as female	Intensity of ♀ spaw-ning in popul^{n} $\frac{4}{6}$	Tempera-ture °F. in weekly means	% Poten-tial avai-lable ♀s	Intensity of spaw-ning amo-ng poten-tial ♀ $\frac{4}{9}$
1		2	3	4	5	6	7	8	9	10
May	24	100	3	0.0	0.0	100.0	.000	57.8	38.3	.000
	30	100	6	2.5	2.5	97.5	.026	59.4	33.3	.075
June	7	100	5	8.7	11.2	88.8	.098	60.0	39.0	.223
	15	100	5	6.2	17.4	82.6	.075	60.6	30.6	.203
	22	100	7	6.9	24.3	75.7	.091	58.4	27.1	.255
	29	100	5	6.5	30.8	69.2	.094	60.7	25.3	.257
July	7	100	6	0.6	31.4	68.6	.009	65.6	26.7	.022
	14	100	5	3.2	34.6	65.4	.049	63.6	26.2	.122
	21	100	6	2.1	36.7	63.3	.033	63.5	15.4	.136
	28	100	6	7.7	44.4	55.6	.138	65.3	20.0	.385
Aug.	5	100	6	2.9	47.3	52.7	.055	67.4	15.3	.190
	13	100	8	0.0	47.3	52.7	.000	64.8	9.7	.000
	19	100	—	1.9	49.2	50.8	.037	63.3	4.8	.396
	27	—	—	—	—	—	—	61.4	—	—
Sept.	4	—	—	—	—	—	—	63.3	—	—
	11	—	—	—	—	—	—	59.7	—	—
	18	100	—	0.0	49.2	50.8	.000	58.7	1.3	.000

The percentage of the population which develops femaleness will in all cases give some criterion of the rate of sex-change. Continuous yearly percentages above 50 clearly prove that a section of the population is reverting to the female phase in less than two years, while continuous percentages below 50 would show that reversion is taking longer than two years. As all workers find that

the female phase is assumed in only small proportions by young oysters, it is probable that the more rapid reversions to the female phase occur among the older and better nourished individuals on beds of the same type as the Blackwater and Fal. Adequate nourishment is however probably more important than age, since even one year old young may under optimal conditions develop femaleness.

Thus in this review of the simultaneous study of one species in the same year in different environments the interdependent relation between the organism and its environment is clearly shown with respect to spawning behaviour. In a previous communication (Orton, 1928) an equally definite and different habit of shell growth has been shown to be dependent on the difference in the environment in the same two localities, and later (Orton, 1935) that Shell-shape also differs in these localities.

SUMMARY

In a comparison of the spawning of *O. edulis* on the Blackwater and Fal Estuaries in 1927 from the examination of large weekly samples throughout the spawning season, it was found that spawning began on the former beds coincidently with the attainment of a sea-temperature of 59-60° F. on May 31, and on parts of the latter beds on June 11 or 12 when temperatures ranged between at least 58° and 59° F. On other parts of the Fal beds where temperatures were lower at that time no spawning occurred.

Heavy spawning occurred on the Blackwater in the middle of June. Spawning was arrested on the Fal at the end of June correlated with a fall in mean temperature to about 57°, but general spawning began during the second week in July correlated with a general rise in temperature above 59° F. Spawning was continuous on the Blackwater from May 31 to the middle of August, and on the Fal from early July to the middle of August, when temperature was maintained above the level 59-60°7.

No other periodicity in spawning occurred than a tendency towards a greater amount of spawning on the neap tides of the moon's second quarter in both localities. On the Blackwater the females matured and spawned relatively rapidly and were expended except 3 % by the middle of August, one week after the attainment of the maximum temperature. On the Fal the females matured relatively slowly and accumulated in July to percentages higher than 50, and some 20 % remained unexpended in August when effective spawning ceased, correlated with a fall in temperature towards the spawning limit. Incomplete and abortive spawning occurred on the Fal in correlation with high and probably fluctuating salinities, but with temperatures above the spawning limit. 20 % of the population on the Fal existing as mature females in August failed to spawn effectively.

12.9 % of the Blackwater population were blacksick in mid-June giving prospects of a big spatfall at the end of June. Comparable percentages of

blacksick did not occur on the Fal until mid-July with prospects of a big spat-fall at the end of July. Data were obtained indicating that eggs develop in the oyster in the sea to the coloured veliger stage in one week, at a temperature of about 60° F, and that the total period of incubation of the young is 7 to 10 days.

The time and temperature range for egg-development is discussed in relation to Helland-Hansen's theory of time-calorie period. It is pointed out that more information is required of the temperature level for the incidence or arrest of egg-development.

The spawning stimulus is discussed, and from the similarity in behaviour of the oyster to other rhythmically spawning marine animals the general suggestion is made that the reduced oxygen consumption, presumed to follow from completion of egg-development, may render the female especially sensitive to such fluctuations of oxygen deficit and excess as occur in tidal habitats, and that these supply a spawning stimulus; or that a threshold of oxygen excess might, in situations below low water, function as the spawning stimulus, or a contributary to the spawning stimulus.

Data are given showing that 50 % or more of the population mature as females in successive years on both the Blackwater and the Fal. Since all females change to males at once on the extrusion of eggs, these facts prove that reversion to the female phase must occur on the average every other year, and that a small proportion revert more quickly than every other year.

Comparable proportions of females are shown to have occurred at some time on Danish, German, Dutch and probably on French grounds. Reversion to the female stage every other year therefore appears to be normal in Northern Europe, but more information is required especially from the French and Italian beds and the warmer Norwegian oyster-pols.

This study demonstrates the dependence of the organism studied upon the environment, with respect to time and period of spawning, sex-proportion of the population, and to some extent the rate of change of sex.

ACKNOWLEDGMENTS

The writer is indebted to Dr. E. J. Allen for his unfailing and valuable support in these investigations. The Truro River Oyster Committee and the West Mersea and Tollesbury Native Oyster Co. gave greatly appreciated facilities for the dredging and transport of the oysters; their assistants, Mr. E. Searle, and Mr. Bert French with Mr. L. Pearce respectively gave invaluable assistance in various respects. I have to thank Mr. P. Bond for the draftsmanship in making figures 1 and 2, and to acknowledge the sterling assistance of Miss H. M. Lewis, B. A., without whose help this work could not have been completed for this publication.

The University, Liverpool.

REFERENCES

BATTLE, H. I., 1932, Cont. Canad. Biol. and Fish., **7**, No. 20 (Ser. A, Gen. No. 17).

DANTAN, 1913, Paris, C. R. Acad. Sci., **157**, p. 871.

DEAN, BASHFORD, 1911, Washington, D. C., Bull. U. S. Fish. Comm., **XI**.

FALMOUTH OBSERVATORY, 1928, Meteor. notes and tables, 1927.

FISHER, R. A., 1928, 2nd Ed., Edinburgh and London, Statistical Methods for Research Workers.

FOX, H. M., 1923, London, Proc. Roy. Soc., B, **95**.

GALTSOFF, P., 1928, Washington, D. C., Bull. Bur. Fish., **44**, Doc. No. 1035.

HAGMEIER, A., 1916, Wiss. Meeresunters., Kiel, N. F. Helgoland, **XI**, 2.

HELLAND-HANSEN, 1907, De vestlandske østerbasiners naturforhold, Berlin.

— 1908, Int. Rev. d. ges. Hydrol. u. Hydrogr., **1**, p. 553.

HOEK, P. P. C., 1883, Tijdschr. Nederl. Dierk, ner. Suppl., Deel **1**, Leiden.

— 1884, ibid., Leiden.

— 1902, Rapport o. d. oorzaken v. d. achteruitgang in Hoedanigheid v. d. Zeeuwsche oester, 's-Gravenhage.

HOPKINS, A. E., 1931, Dept. Comm. Lab. Bull. Bur. Fish., **47**, Bull. No. 1.

LONDON, 1912-1915, Meteor. Office, Meteor. Charts (Gt. Brit.) of the Atlantic Ocean and Med. Sea.

— 1928, Meteor. Office, Air Ministry Monthly Weather Report.

LUMBY, J. R., 1935, London, Fish. Invest., II, **14**, 3.

MARSHALL, S. H. and STEPHENSON, T. A., 1933, London, Brit. Mus. (Nat. Hist.), Great Barrier Reef Exp., **3**, No. 8.

MÖBIUS, K., 1877, Die Auster und die Austerwithcraft, Berlin.

NELSON, T. C., 1923, New York, Proc. Soc. Exp. Biol., **21**, p. 90.

ORTON, J. H., 1920, Plymouth J. Mar. Biol. Assoc., **12**, p. 339.

— 1922, London, Nature, **110**, p. 212.

— 1924, London, Fish. Invest., England & Wales, II, **6**, 3.

— 1926, Plymouth, J. Mar. Biol. Assoc., **14**, p. 199.

— 1927*a*, ibid., **14**, p. 967.

— 1927*b*, London, Nature, **120**, p. 403.

— 1928, Plymouth, J. Mar. Biol. Assoc., **15**, p. 365.

ORTON and AMIRTHALINGAM, C, 1931, ibid., **17**, p. 315.

ORTON and LEWIS, H. M., 1931, ibid., **17**.

ORTON, J. H., 1933, ibid., **19**, p. 1.

— 1934, Liverpool, James Johnstone Mem. Vol., p. 97.

— 1935, London, Nature, **135**, p. 340.

PELSENEER, P., 1935, Bruxelles, Acad. Roy., Pub. d. l. Fond. Agathon De Potter, No. 1.

RUSSELL, F. S. and YONGE, C. M., 1928, London, The Seas, fig. 92.

SAVAGE, R. E., 1925, London, Fish. Invest., England & Wales, II, **8**, p. 1.

SPÄRCK, R., 1924, Rep. Dan. Biol. Stat., XXX.

MÉMOIRES
DU
MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE
DE BELGIQUE

DEUXIÈME SÉRIE, FASC. 3

VERHANDELINGEN
VAN HET
KONINKLIJK NATUURHISTORISCH MUSEUM
VAN BELGIË

TWEEDE REEKS, DEEL 3

MÉLANGES

PAUL PELSENEER

BRUXELLES
MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE DE BELGIQUE
RUE VAUTIER, 31

1936

Distribué le 30 avril 1936.

BRUSSEL
KONINKLIJK NATUURHISTORISCH MUSEUM VAN BELGIË
VAUTIERSTRAAT, 31

1936

Uitgedeeld den 30n April 1936.

AVIS.

Depuis 1923, les Mémoires publiés par le Musée ne sont plus réunis en Tomes. Chaque travail, ou partie de travail, recevra un numéro d'ordre. La numérotation prend pour point de départ le premier fascicule du Tome I.

A partir de 1935, une deuxième série de Mémoires a été constituée, les fascicules en possèdent une numérotation, indépendante de celle des Mémoires publiés jusqu'alors par le Musée. Cette deuxième série est plus particulièrement consacrée à des sujets ne présentant pas un intérêt immédiat pour l'exploration de la Belgique.

BERICHT.

Sedert 1923 worden de door het Museum uitgegeven Verhandelingen niet meer in Banden vereenigd. Ieder werk, of gedeelte van een werk, krijgt een volgnummer. De nummering begint met de eerste aflevering van Deel I.

In 1935, werd eene tweede reeks Verhandelingen opgericht. Het nummeren der deelen ervan is onafhankelijk van de tot dan toe door het Museum gepubliceerde Verhandelingen. Deze tweede reeks is meer bizonderlijk gewijd aan werken, die niet van onmiddellijk belang zijn voor het onderzoek van België.

MÉMOIRES PARUS. — VERSCHENEN VERHANDELINGEN.

TOME I. — DEEL I.

1. — A. C. SEWARD. *La Flore wealdienne de Bernissart* ... 1900
2. — G. GILSON. *Exploration de la Mer sur les côtes de la Belgique* ... 1900
3. — O. ABEL. *Les Dauphins longirostres du Boldérien (Miocène supérieur) des environs d'Anvers.* I. ... 1901
4. — C. E. BERTRAND. *Les Coprolithes de Bernissart.* I. *Les Coprolithes attribués aux Iguanodons* ... 1903

TOME II. — DEEL II.

5. — M. LERICHE. *Les Poissons paléocènes de la Belgique* ... 1902
6. — O. ABEL. *Les Dauphins longirostres du Boldérien (Miocène supérieur) des environs d'Anvers.* II. ... 1902
7. — A. C. SEWARD et ARBER. *Les Nipadites des couches éocènes de la Belgique* ... 1903
8. — J. LAMBERT. *Description des Echinides crétacés de la Belgique.* I. *Etude monographique sur le genre Echinocorys* ... 1903

TOME III. — DEEL III.

9. — A. HANDLIRSCH. *Les Insectes houillers de la Belgique* ... 1904
10. — O. ABEL. *Les Odontocètes du Boldérien (Miocène supérieur) d'Anvers* ... 1905
11. — M. LERICHE. *Les Poissons éocènes de la Belgique* ... 1905
12. — G. GÜRICH. *Les Spongiostromides du Viséen de la Province de Namur* ... 1906

TOME IV. — DEEL IV.

13. — G. GILSON. *Exploration de la Mer sur les côtes de la Belgique. Variations horaires, physiques et biologiques de la Mer* ... 1907
14. — A. DE GROSSOUVRE. *Description des Ammonitides du Crétacé supérieur du Limbourg belge et hollandais et du Hainaut.* 1908
15. — R. KIDSTON. *Les Végétaux houillers du Hainaut* ... 1909
16. — J. LAMBERT. *Description des Echinides crétacés de la Belgique.* II. *Echinides de l'Etage sénonien* ... 1911

TOME V. — DEEL V.

17. — P. MARTY. *Etude sur les Végétaux fossiles du Trieu de Leval (Hainaut)* ... 1907
18. — H. JOLY. *Les Fossiles du Jurassique de la Belgique* ... 1907
19. — M. COSSMANN. *Les Pélécypodes du Montien de la Belgique* ... 1908
20. — M. LERICHE. *Les Poissons oligocènes de la Belgique* ... 1910

TOME VI. — DEEL VI.

21. — R. H. TRAQUAIR. *Les Poissons wealdiens de Bernissart* ... 1911
22. — W. HIND. *Les Faunes conchyliologiques du terrain houiller de la Belgique* ... 1912
23. — M. LERICHE. *La Faune du Gedinnien inférieur de l'Ardenne* ... 1912
24. — M. COSSMANN. *Scaphopodes, Gastropodes et Céphalopodes du Montien de Belgique* ... 1913

TOME VII. — DEEL VII.

25. — G. GILSON. *Le Musée d'Histoire Naturelle Moderne, sa Mission, son Organisation, ses Droits* ... 1914
26. — A. MEUNIER. *Microplankton de la Mer Flamande.* I. *Les Diatomacées : le genre Chaetoceros* ... 1913
27. — A. MEUNIER. *Microplankton de la Mer Flamande.* II. *Les Diatomacées, le genre Chaetoceros excepté* ... 1915

TOME VIII. — DEEL VIII.

28. — A. MEUNIER. *Microplankton de la Mer Flamande.* III. *Les Péridiniens* ... 1919
29. — A. MEUNIER. *Microplankton de la Mer Flamande.* IV. *Les Tintinnides et Cætera* ... 1919
30. — M. GOETGHEBUER. *Ceratopogoninae de Belgique* ... 1920
31. — M. GOETGHEBUER. *Chironomides de Belgique et spécialement de la zone des Flandres* ... 1921

32. — M. LERICHE. *Les Poissons néogènes de la Belgique* ... 1926
33. — E. ASSELBERGHS. *La Faune de la Grauwacke de Rouillon (base du Dévonien moyen)* ... 1923
34. — M. COSSMANN. *Scaphopodes, Gastropodes et Céphalopodes du Montien de Belgique.* II. ... 1924
35. — G. GILSON. *Exploration de la mer sur les côtes de la Belgique. Recherche sur la dérive dans la mer du Nord* ... 1924
36. — P. TEILHARD DE CHARDIN. *Les Mammifères de l'Eocène inférieur de la Belgique* ... 1927
37. — G. DELEPINE. *Les Brachiopodes du Marbre noir de Dinant (Viséen inférieur)* ... 1928
38. — R. T. JACKSON. *Palaeozoic Echini of Belgium* ... 1929
39. — F. CANU et R. S. BASSLER. *Bryozoaires éocènes de la Belgique* ... 1929
40. — F. DEMANET. *Les Lamellibranches du Marbre noir de Dinant (Viséen inférieur)* ... 1929
41. — E. ASSELBERGHS. *Description des Faunes marines du Gedinnien de l'Ardenne* ... 1930
42. — G. STIASNY. *Die Scyphomedusen-Sammlung des « Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique »* ... 1930
43. — E. VINCENT. *Mollusques des couches à Cyrènes (Paléocène du Limbourg)* ... 1930
44. — A. RENIER. *Considérations sur la stratigraphie du Terrain houiller de la Belgique* ... 1930
P. PRUVOST. *La Faune continentale du Terrain houiller de la Belgique.*
45. — P. L. KRAMP. *Hydromedusae collected in the South-Western part of the North Sea and in the Eastern part of the Channel in 1903-1914* ... 1930
46. — E. VINCENT. *Études sur les Mollusques montiens du Poudingue et du Tuffeau de Ciply* ... 1930
47. — W. CONRAD. *Recherches sur les Flagellates de Belgique* ... 1931
48. — O. ABEL. *Das Skelett der Eurhinodelphiden aus dem oberen Miozän von Antwerpen* ... 1931
49. — J. H. SCHUURMANS-STEKHOVEN Jr. and W. ADAM. *The Freeliving Marine Nemas of the Belgian Coast* ... 1931
50. — F. CANU et R. S. BASSLER. *Bryozoaires oligocènes de la Belgique* ... 1931
51. — EUG. MAILLIEUX. *La Faune des Grès et Schistes de Solières (Siegenien moyen)* ... 1931
52. — EUG. MAILLIEUX. *La Faune de l'Assise de Winenne (Emsien moyen)* ... 1932
53. — M. GLIBERT. *Monographie de la Faune malacologique du Bruxellien des environs de Bruxelles* ... 1933
54. — A. ROUSSEAU. *Etude de la variation dans la composition de la florule du toit des veines de l'Olive et du Parc des Charbonnages de Mariemont-Bascoup* ... 1933

MÉMOIRES
DU
MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE
DE BELGIQUE

DEUXIÈME SÉRIE, FASC. 3

VERHANDELINGEN
VAN HET
KONINKLIJK NATUURHISTORISCH MUSEUM
VAN BELGIË

TWEEDE REEKS, DEEL 3

MÉLANGES

PAUL PELSENEER

BRUXELLES
MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE DE BELGIQUE
RUE VAUTIER, 31

1936

Distribué le 30 avril 1936.

BRUSSEL
KONINKLIJK NATUURHISTORISCH MUSEUM VAN BELGIË
VAUTIERSTRAAT, 31

1936

Uitgedeeld den 30n April 1936.

55. — M. LECOMPTE. *Le genre Alveolites Lamarck dans le Dévonien moyen et supérieur de l'Ardenne* ... 1933
56. — W. CONRAD. *Revision du Genre Mallomonas Perty (1851) incl. Pseudo-Mallomonas Chodat (1920)* ... 1933
57. — F. STOCKMANS. *Les Neuroptéridées des Bassins houillers belges.* I. ... 1933
58. — L. A. DECONINCK and J. H. SCHUURMANS-STEKHOVEN Jr. *The Freeliving Marine Nemas of the Belgian Coast.* II. ... 1933
59. — A. ROUSSEAU. *Contribution à l'étude de Pinakodendron Ohmanni Weiss* ... 1933
60. — H. DE SAEDELEER. *Beitrag zur Kenntnis der Rhizopoden* ... 1934
61. — F. DEMANET. *Les Brachiopodes du Dinantien de la Belgique.* I. ... 1934
62. — W. ADAM et E. LELOUP. *Recherches sur les Parasites des Mollusques terrestres* ... 1934
63. — O. SICKENBERG. *Beiträge zur Kenntnis Tertiärer Sirenen* ... 1934
64. — K. EHRENBERG. *Die Plistozaenen Baeren Belgiens.* I. Teil : *Die Baeren von Hastière* ... 1935
65. — Eug. MAILLIEUX. *Contribution à l'étude des Echinoïdes du Frasnien de la Belgique.* ... 1935
66. — M. LECOMPTE. *L'Aérolithe du Hainaut* ... 1935
67. — J. S. SMISER. *A Revision of the Echinoid Genus Echinocorys in the Senonian of Belgium* ... 1935
68. — J. S. SMISER. *A Monograph of the Belgian Cretaceous Echinoids* ... 1935
69. — R. BRECKPOT et M. LECOMPTE. *L'Aérolithe du Hainaut. Étude spectrographique* ... 1935
70. — Eug. MAILLIEUX. *Contribution à la Connaissance de quelques Brachiopodes et Pélécypodes Dévoniens* ... 1935
71. — K. EHRENBERG. *Die Plistozaenen Baeren Belgiens.* Teil II : *Die Baeren von Trou du Sureau (Montaigle)* ... 1935
72. — J. H. SCHUURMANS-STEKHOVEN Jr. *Additional Notes tomy monographs on the Freeliving Marine Nemas of the Belgian Coast.* I and II ... 1935
73. — Eug. MAILLIEUX. *La Faune et l'Age des quartzophyllades siegeniens de Longlier* ... 1936
74. — J. H. SCHUURMANS-STEKHOVEN Jr. *Copepoda parasitica from the Belgian Coast.* II. (*Included some habitats in the North-Sea.*) ... 1936

MÉMOIRES, DEUXIÈME SÉRIE. — VERHANDELINGEN, TWEEDE REEKS.

1. — W. CONRAD. *Étude systématique du genre Lepocinclis Perty* ...
2. — E. LELOUP. *Hydraires calyptoblastiques des Indes occidentales* ...
3. — « MÉLANGES PAUL PELSENEER » ...

MÉMOIRES HORS SÉRIE. — VERHANDELINGEN BUITEN REEKS.

Résultats scientifiques du Voyage aux Indes orientales néerlandaises de LL. AA. RR. le Prince et la Princesse Léopold de Belgique, publiés par V. Van Straelen.

Vol. I. — Vol. II, fasc. 1 à 17. — Vol. III, fasc. 1 à 17. — Vol. IV, fasc. 1 à 12. — Vol. V, fasc. 1 à 3. — Vol. VI, fasc. 1.

ANNALES DU MUSÉE.

Tome I. — P.-J. VAN BENEDEN. *Description des Ossements fossiles des environs d'Anvers.* I. ... 1877
Tome II. — L.-G. DE KONINCK. *Faune du Calcaire carbonifère de la Belgique.* I. ... 1878
Tome III. — H. NYST. *Conchyliologie des Terrains tertiaires de la Belgique*, précédée d'une introduction par E. Van den Broeck. 1878
Tome IV. — P.-J. VAN BENEDEN. *Description des Ossements fossiles des environs d'Anvers.* II. ... 1880
Tome V. — L.-G. DE KONINCK. *Faune du Calcaire carbonifère de la Belgique.* II. ... 1880
Tome VI. — L.-G. DE KONINCK. *Faune du Calcaire carbonifère de la Belgique.* III. ... 1881
Tome VII. — P.-J. VAN BENEDEN. *Description des Ossements fossiles des environs d'Anvers.* III. ... 1882
Tome VIII. — L.-G. DE KONINCK. *Faune du Calcaire carbonifère de la Belgique.* IV. ... 1883
Tome IX. — P.-J. VAN BENEDEN. *Description des Ossements fossiles des environs d'Anvers.* IV. ... 1885
Tome X. — L. BECKER. *Les Arachnides de la Belgique.* I. ... 1882
Tome XI. — L.-G. DE KONINCK. *Faune du Calcaire carbonifère de la Belgique.* V. ... 1885
Tome XII. — L. BECKER. *Les Arachnides de la Belgique.* II et III. ... 1896
Tome XIII. — P.-J. VAN BENEDEN. *Description des Ossements fossiles des environs d'Anvers.* V. ... 1886
Tome XIV. — L.-G. DE KONINCK. *Faune du Calcaire carbonifère de la Belgique.* VI. ... 1887

BULLETIN DU MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE.

MEDEDEELINGEN VAN HET KONINKLIJK NATUURHISTORISCH MUSEUM.

Tomes I à XI parus. Tome XII (1936) en cours de publication. | Verschenen deelen : I tot XI. Ter perse : Deel. XII (1936).

M. HAYEZ, IMPRIMEUR,
112, RUE DE LOUVAIN,
-:- -:- BRUXELLES -:- -:-